EESTI VABARIIGI TARTU ÜLIKOOLI

TOIMETUSED

ACTA ET COMMENTATIONES

UNIVERSITATIS TARTUENSIS (DORPATENSIS)

A

MATHEMATICA, PHYSICA, MEDICA

XXIV

TARTU 1933

EESTI VABARIIGI TARTU ÜLIKOOLI

TOIMETUSED

ACTA ET COMMENTATIONES

UNIVERSITATIS TARTUENSIS

(DORPATENSIS)

A

MATHEMATICA, PHYSICA, MEDICA

XXIV

TARTU 1933

K. Mattieseni trükikoda o-ü., Tartu 1933.

Sisukord. — Contenta.

1. **Martin Gross.** In der Butter vorkommende Sprosspilze und deren Einwirkung auf die Butter. Auf Grund von Untersuchungen, die mit der Butter schleswig-holsteinischer und estnischer Molkereien vorgenommen wurden.
2. **Harald Perlitz.** Bemerkungen zu den Regeln über Valenzelektronenkonzentrationen in binären intermetallischen Legierungen.
3. **A. Öpik.** Über *Scolithus* aus Estland.
4. **Teodor Lippmaa.** Aperçu général sur la végétation autochtone du Lautaret (Hautes-Alpes).
5. **E. Markus.** Die südöstliche Moorbucht von Lauge.
6. **Aleksandra Sprantsman.** Über Herstellung makroskopischer Thalliumkristalle durch Elektrolyse.
7. **A. Öpik.** Über Plectamboniten.

IN DER BUTTER VORKOMMENDE SPROSSPILZE UND DEREN EINWIRKUNG AUF DIE BUTTER

AUF GRUND VON UNTERSUCHUNGEN, DIE MIT DER BUTTER SCHLESWIG-HOLSTEINISCHER UND ESTNISCHER MOLKEREIEN VORGENOMMEN WURDEN

VON

MARTIN GROSS

TARTU 1933

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu, 1933.

Die zu der vorliegenden Arbeit gehörigen Untersuchungen wurden ausgeführt in zwei Teilen: 1) im Bakteriologischen Institut der Preussischen Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft zu Kiel unter Leitung von Professor Dr. W. Henneberg, in der Zeit vom August 1928 bis zum September 1929 und 2) im Milchwirtschaftlichen Kabinett der Universität Tartu in der Zeit vom August 1930 bis zum Februar 1932. Die Ausführung der Untersuchungen erfolgte hauptsächlich in Kiel, während in Tartu die in Kiel gewonnenen Resultate ergänzt und kontrolliert wurden.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. W. Henneberg, für die Überlassung des Themas sowie für die Unterstützung und das Interesse bei der Ausführung der Arbeit meinen besten Dank auszusprechen.

Gleichzeitig danke ich Herrn Fein, Leiter der Hamburger Butterauktion der Meiereiverbände für Schleswig-Holstein, und Herrn A. Roosileht, Leiter der Ausfuhrkontrollstation für Milchprodukte zu Tallinn, für die Zusendung der Butterproben.

Einleitung.

Typische Sprosspilze, die Familie *Saccharomycetaceae* Reess[13]) und die Gruppe *Pseudosaccharomycetes* (van Laer) Janke[9]) der Familie *Mucedinaceae*, nennt man gewöhnlich Hefen. Ausser den Hefen fanden sich in der von mir untersuchten Butter noch andere Pilze, bei denen die Sprossung der bezeichnendste Vermehrungsmodus ist, und zwar einzelne zur Gattung *Oospora* Wallr.[9]) gehörige Pilzstämme und ein Pilzstamm aus der Gattung *Sporobolomyces* Kluyver und van Niel[10]).

Bei der ersten Betrachtung der auf Agar gewachsenen Pilzkolonien und der Pilze unter dem Mikroskop ist es gewöhnlich nicht möglich, die Hefen z. B. von einigen *Oospora-* oder *Sporobolomyces*-Arten zu trennen. Wenn man dies berücksichtigt, so muss man vermuten, dass in vielen bisher erschienenen, die Hefenkeimzahl der Butter behandelnden Arbeiten neben den wirklichen Hefen auch andere, ihnen ähnelnde Sprosspilze zu den Hefen gerechnet sind und der so gefundene Keimgehalt als Hefenkeimzahl bezeichnet ist. Obgleich die Hefen den grössten Teil der in der Butter sich findenden Sprosspilze ausmachen, finde ich es doch richtiger, alle in der Butter vorhandenen und durch vegetative Sprossung sich vermehrenden Pilze eben Sprosspilze zu nennen.

Die Aufgabe dieser Arbeit ist den Sprosspilzkeimgehalt der Butter schleswig-holsteinischer und estnischer Molkereien zu untersuchen, die in der Butter auftretenden Sprosspilze zu beschreiben und die Frage zu klären, ob Sprosspilze als erwähnenswerte Butterschädiger in Betracht kommen.

Aus zwei Ländern nahm ich das zur Durchführung der Arbeit erforderliche Material deshalb, 1) weil die Ausführung der Arbeit an zwei Orten erfolgte und 2) weil die Übersicht über die in der Butter vorkommenden Sprosspilze möglichst vollständig sein sollte, da in der Butter des einen oder des anderen Landes besondere Sprosspilze auftreten können.

Der Sprosspilzkeimgehalt der Butter.

Da die Butter fast immer mit Hefenkeimen infiziert ist, ist die Bestimmung des Hefenkeimgehalts der Butter wiederholt Gegenstand von Untersuchungen gewesen.

Rogers[27]) fand pro Gramm hermetisch in Blechdosen eingepackter Butter, die 7 Tage alt war, im Mittel 23.000 Hefenkeime, nach 14 Tagen sank die Zahl der Hefenkeime auf 2400 und nach 114 Tagen auf 150. Teichert[33]) ermittelte pro Gramm von 15 Proben gesalzener Sauerrahmbutter im Mittel 1.326.000 kleinzellige *Torula*-Hefenkeime, 13.000 rote Hefenkeime und 2100 Kahmhefenkeime. Sayer und Mitarbeiter[31]) fanden in 1 Gramm Lagerbutter oft mehrere Millionen Hefenkeime. Orla Jensen[20]) fand in 1 ccm einer 2 Wochen alten „käsesauren" Butter 2000—802.000 Hefenkeime, ebenso alte fehlerlose Butter enthielt in 1 ccm 0—420.000 Hefenkeime. Sandelin[28]) ermittelte im Januar bei 13 Proben von Süssrahmbutter im Mittel pro Gramm 235 Hefenkeime und bei 17 Proben von Sauerrahmbutter pro Gramm im Mittel 1787 Hefenkeime. Bei der von seiten der Monatsschrift „The World's Butter Review"[34]) im Sommer 1927 in Kanada organisierten Konkurrenz der Molkereien in Bezug auf Schimmelpilz und Hefengehalt der Butter enthielten 4—6 von einer Molkerei zur Untersuchung geschickte Butterproben pro 1 ccm im Mittel:

15/VI —15/VII	0,7— 9910,0	Hefenkeime.
15/VII —15/VIII	0,0— 3886,1	„
15/VIII—15/IX	0,0— 8926,6	„
15/IX —15/X	0,0—23.350,0	„

Es konkurrierten 130 Molkereien. Derartige Konkurrenzen wurden auch in den folgenden Jahren veranstaltet, aber die Ergebnisse sind später nicht im einzelnen veröffentlicht worden. Wojtkiewicz[41]) und Mitarbeiter fanden pro Gramm Butterproben, entnommen aus 47 Butterfässern, im Mittel, in den aus der Oberflächenschicht genommenen Proben 26.000 (0—100.000) und in den aus dem Innern der Butter genommenen Proben 7500 (0—35.000) Hefenkeime. Virtanen[37]) ermittelte pro Gramm mit Geschmacksfehlern behafteter Süssrahmbutter (5 Proben) 50.000—3.900.000 und pro Gramm Sauerrahmbutter (4 Proben) 500.000—2,250.000 Hefenkeime. Macy und Richie[17]) fanden in 579 frischer Butter entnommenen Proben pro 1 ccm 0—90.000 Hefenkeime. Demeter und Maier[2]) ermittelten, dass 10 Tage alte Sauerrahmbutter, je nach der Jahreszeit, am meisten Hefenkeime im Mai und am wenigsten im Februar enthielt; im Mai enthielten 39 Butterproben im Mittel pro 1 ccm 1.167.987 (43.000—7.500.000) und im Februar 36 Butterproben pro 1 ccm im Mittel 68.444 (400—355.000) Hefenkeime. Gross[6]) fand in den Sommermonaten in 31 Proben 2 Wochen alter Sauerrahmbutter pro Gramm im Mittel 371.455 (200—5.700.000) und in

13	frischer	Butter	entnommenen	Proben	<	100	Hefenkeime pro Gramm,
16	„	„	„	„	100—	1000	„ „
6	„	„	„	„	1000—	10.000	„ „
4	„	„	„	„	10.000—100.000		„ „
1	„	„	„	„	250.000		„ „

Die hier gegebene Übersicht erweist, dass der Hefenkeimgehalt der Butter sehr verschieden ist.

Den Sprosspilzkeimgehalt untersuchte ich insgesamt in 356 Proben Sauerrahmbutter. 91 Keimzahlbestimmungen führte ich aus von Juli 1928 bis Februar 1929 im Bakteriologischen Institut der Preussischen Versuchs- und Forschungsanstalt für Michwirtschaft zu Kiel und 265 Bestimmungen im August 1930 und im März und August 1931 im Milchwirtschaftlichen Kabinett der Universität Tartu.

Von den in Kiel untersuchten Butterproben stammten:

1) 73 Proben aus 20 schleswig-holsteinischen Molkereien. Ca. 25—50 g schwere Butterproben wurden aus den der Hamburger Butterauktion der Meiereiverbände für Schleswig-Holstein gesandten Butterfässern, auf Anordnung des Herrn Leiters der Auktion Fein, entnommen und in zu dem Zweck hingeschickte sterilisierte Glasbüchsen getan. Die Probenahme geschah mit gewöhnlichen Butterbohrern. Da das Sterilisieren der Bohrer am Orte technisch nicht durchführbar war, erfolgte die Probenahme mit unsterilisierten Bohrern. Vor jeder einzelnen Probenahme wurden aber die Bohrer gründlich mit Papier gereinigt. Von dem mit dem Bohrer herausgenommenen Butterzylinder wurde, bevor er in die Büchse kam, das obere Flächenstück entfernt. Nach Kiel wurden die Proben mit der Post gesandt. Von dem Entnehmen der Probe bis zum Giessen der Platten verging 1 Tag, das Alter der Butter betrug zur Zeit der Untersuchung 2—7 Tage. Von den zur Untersuchung geschickten Proben wurden genommen: a) 8 von Butter mit verschiedenen Geschmacksfehlern, b) 65 von Butter von bestimmten 12 Molkereien; von diesen 12 Molkereien lieferten gewöhnlich 6 (I—VI) Butter geringer Qualität und die übrigen 6 (VII—XII) hochwertige Butter zum Verkauf. Die aus Hamburg gesandten Butterproben waren alle schwach gesalzen. Ihr NaCl-Gehalt betrug nach meinen Untersuchungen 0,4 %—1,3 %.

2) 18 Proben aus 10 estnischen Molkereien. Diese Butterproben wurden in der Ausfuhrkontrollstation für Milchprodukte zu Tallinn genommen und in ca. 100 g grossen sterilisierten Glasbüchsen mit der Post nach Kiel geschickt. Unterwegs waren die Proben 8 Tage; das Alter der Butter betrug zur Zeit der Unter-

suchung 10—15 Tage. Von den Proben waren 12 ungesalzen und 6 schwach gesalzen (0,6%—1,5% NaCl).

Alle in Tartu untersuchten Proben erhielt ich aus Tallinn von der Ausfuhrkontrollstation für Milchprodukte. Das Entnehmen der Proben ordnete der Herr Leiter der Kontrollstation Roosileht an. Die Proben wurden genommen aus zum Zweck des Haltbarkeitsversuches stehen gelassenen 1 cwt schweren Butterfässern sowohl bei der ersten als bei der zweiten Schätzung; die erste Schätzung der Haltbarkeit der Butter wird beim Eintreffen der Butterfässer in der Kontrollstation vorgenommen; das Alter der Butter beträgt bei der ersten Schätzung ca. 1—7 Tage. Die zweite Schätzung wird ausgeführt mit denselben Fässern nach zweiwöchentlicher Lagerung bei einer Temperatur von $+9^0$—$+14^0$ C. Insgesamt habe ich damit in Tartu den Sprosspilzgehalt in $2 \times 265 = 530$ Butterproben untersucht.

In Tallinn wurden die Proben mit sterilisierten Käsebohrern genommen. Zum Sterilisieren wurde der Bohrer in Spiritus gelegt und der dem Bohrer anhaftende Spiritus alsdann angezündet. Die genommenen Proben wurden mit Hilfe eines sterilisierten Schaufelchens dicht in die sterilisierten Glasbüchsen hineingestossen. Gesandt wurden die Proben dem Milchwirtschaftlichen Kabinett als Bagage. Bis zu ihrem Empfang verstrichen ungefähr 16 Stunden.

Die Bestimmung des Keimgehalts erfolgte bei Anwendung von Würzeagar mit dem pH-Wert 4,2—5,0. Bei dem angegebenen pH-Wert konnte man auf dem Würzeagar häufig auch Bakterienkolonien finden, was das Zählen der Sprosspilzkolonien erschwerte. Aber bei der richtigen Verdünnung und einiger Übung lassen sich die Bakterienkolonien von den Sprosspilzkolonien verhältnismässig leicht unterscheiden. Selbstverständlich musste man zum sicheren Erkennen der Mikroben oft auch das Mikroskop zur Hilfe nehmen. Zur vollständigen Verhinderung des Wachstums der Bakterien empfehlen White und Hood[39]) Würzeagar mit Milchsäure bis zu pH = 3,5 anzusäuren. Da nach den Versuchen der zitierten Autoren und nach meinen eigenen Versuchen bei dem pH-Werte 3,5 des Agars in der Butter eine nahezu ebenso grosse Sprosspilzkeimzahl wie beim pH-Werte 4,2—4,6 erhalten wird, untersuchte ich die letzten 200 Butterproben beim pH-Werte 3,5 des Nähragars. Ich erhielt aber nicht mit White und Hood übereinstimmende Resultate,

denn auch beim pH-Wert 3,5 des Agars wuchsen auf 34 Platten von den 200 in verhältnismässig grosser Zahl Kolonien stäbchenförmiger Bakterien, vollständig fehlten bei der betreffenden Säuerung nur Kokken-Kolonien. Zur Bestimmung der Keimzahl nahm ich aus dem Innern der Butterprobe mit einem sterilisierten Käsebohrer ein zylinderförmiges Stückchen, von dem ich 1 g abwog. Zum Abwägen legte ich auf eine Wagschale ein sterilisiertes Uhrglas und darauf ein sterilisiertes Deckgläschen, auf dem letzteren wog ich 1 g Butter ab. Die Butter mit dem Deckgläschen brachte ich mit Hilfe eines sterilisierten Spatels in einen Kolben, in den ich schon früher 10, 50 oder 100 ccm sterilisiertes Wasser eingemessen hatte. Den Kolben stellte ich bis zum Schmelzen der Butter in Wasser von 40° C. Die im Wasser geschmolzene Butterprobe schüttelte ich ungefähr 2 Minuten. Von der gewonnenen Emulsion bereitete ich die zum Giessen der Platten erforderlichen Verdünnungen 1:100, 1:1000 und 1:10.000. Zur Bestimmung der Keimzahl in 1 g Butter legte ich das steril abgewogene Butterstückchen in eine Petrischale und stellte letztere bis zum Schmelzen der Butter in einen Thermostat bei 40° C. Wenn man auf die warme Petrischale Agar giesst, kann man die Butter ganz gehörig mit dem Agar mischen.

TABELLE 1.

Mittlerer Sprosspilzkeimgehalt der schleswig-holsteinischen Butterproben an den einzelnen Tagen der Probenahme.

Tag der Probenahme	Molkereien	Probenzahl	Lufttemperatur in °C		Sprosspilzzahl pro 1 Gramm		
			minim.	maxim.	Niedrigste	Höchste	Mittlere
5/IX 1928	I—VI	6	+ 13,2	+ 26,0	20.000	3.150.000	1,597.000
14/IX 1928	I—XII	12	+ 11,5	+ 17,0	450.000	5.200.000	2.698.000
10/X 1928	I—XII	12	+ 11,9	+ 14,3	132.000	6.800.000	2.348.000
18/XI 1928	I—VIII X—XII	11	+ 6,0	+ 9,5	71.000	11.300.000	2.795.000
23/I 1929	I—XII	12	— 2,6	+ 1,0	< 1000	5.450.000	919.000
9/II 1929	I—XII	12	— 14,8	— 7,0	< 1000	130.000	17.000

Die 73 schleswig-holsteinischen Butterproben enthielten pro Gramm im Mittel 1.755.000 Sprosspilzkeime (< 1000—11.300.000 Keime). Die Sprosspilzkeimzahl der Butter

war in starkem Masse von der Temperatur der Aussenluft abhängig. Die Lufttemperatur an den Tagen, wo Proben genommen wurden (nach Messungen der Kieler Flugstation), und der mittlere Keimgehalt der Butterproben der Molkereien I—XII sind in der Tabelle 1 dargestellt.

Wie aus den in der Tabelle gebrachten Angaben zu ersehen, blieb der mittlere Sprosspilzkeimgehalt in den Butterproben vom 5/IX bis zum 23/I ohne grössere Veränderungen, verminderte sich aber recht stark bei der grösseren Temperaturerniedrigung am 7/II. Dieselben Butterproben sind in der Tabelle 2 nach ihrem Gehalt an Sprosspilzen gruppiert: in der ersten Kolumne sind verzeichnet die vom 5/IX bis zum 18/XI genommenen Proben, als die Temperatur verhältnismässig hoch war, in der zweiten Kolumne die am 23/I genommenen und in der dritten die am 7/II genommenen Proben. Vergleicht man die vom 5/IX bis zum 18/XI genommenen Proben mit den am 7/II genommenen, so sieht man, dass der grössere Teil (75,6 %)

TABELLE 2.

Einteilung der schleswig-holsteinischen Butterproben nach dem Sprosspilzgehalt.

Sprosspilze pro Gramm	Butterproben					
	5/IX—18/XI		23/I		7/II	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
> 10.000.000	1	2,4	—	—	—	—
5.000.000—10.000.000	3	7,3	1	8,3	—	—
1.000.000—5.000.000	27	65,9	1	8,3	—	—
100.000—1.000.000	7	17,1	4	33,3	1	8,3
10.000—100.000	3	7,3	3	25,0	1	8,3
1000—10.000	—	—	3	25,0	2	16,7
< 1000	—	—	—	—	8	66,7
Zusammen	41	100,0	12	99,9	12	100,0

der vom 5/IX bis zum 18/XI genommenen Butterproben pro Gramm > 1.000.000 Sprosspilzkeime enthält und dass alle Proben vom 7/II < 1.000.000, und zwar meistens < 1000 Sprosspilzkeime pro Gramm enthalten.

Die der Butter von 18 estnischen Molkereien am 2/X und 2/XI 1928 entnommenen Proben enthielten pro Gramm im Mittel 880.000 (< 1000 — 4.800.000) Sprosspilzkeime.

Die im Milchwirtschaftlichen Kabinett der Universität Tartu untersuchten, aus Tallinn von der Ausfuhrkontrollstation für Milchprodukte gesandten 265 Butterproben enthielten bei der ersten Schätzung pro Gramm im Mittel 283.932 (0 — 4.650.000) Sprosspilzkeime. Auch in der estnischen Butter hing die Höhe der Zahl der Sprosspilze in hohem Grade von der Temperatur der Aussenluft ab, wie aus den Angaben der Tabelle 3 zu ersehen ist. In der Tabelle 3 sind die Butterproben verteilt nach der Zeit der Entnahme und nach dem Gehalt an Sprosspilzen. Es erweist

TABELLE 3.

Einteilung der estnischen Butterproben nach dem Sprosspilzgehalt und nach der Entnahmezeit.

Sprosspilzzahl pro Gramm	Butterproben			
	August 1930 und August 1931		März 1931	
	Zahl	%	Zahl	%
1.000.000 — 5.000.000	23	10,2	—	—
100.000 — 1.000.000	71	31,5	—	—
10.000 — 100.000	48	21,3	—	—
1000 — 10.000	48	21,3	4	10,0
100 — 1000	26	11,6	16	40,0
< 100	9	4,0	20	50,0
Zusammen	225	99,9	40	100,0

sich, dass der grössere Teil der im August erhaltenen Proben bedeutend mehr Sprosspilze enthält als die im März erhaltenen Proben. Zur Zeit der Entnahme der Proben betrug die Temperatur der Luft nach den Beobachtungen der meteorologischen Station der Universität Tartu: im August 1930 im Mittel + 16,4° C, min. + 8,2° C, max. + 27,4° C, im August 1931 im Mittel + 16,2° C, min. + 4,2° C, max. + 29,1° C und im März 1931 im Mittel — 5,9° C, min. — 18,3° C, max. + 9,0° C.

Änderungen des Sprosspilzkeimgehalts der Butter bei der Butteraufbewahrung.

Demeter und Maier[2]) fanden in 54 10 Tage alten Butterproben pro ccm im Mittel 552.638 Hefenkeime; als dieselben bei einer Temperatur von 0 bis + 4° C aufbewahrt wurden, enthielten sie nach 8 Wochen pro ccm im Mittel 9.113.156 Hefenkeime.

Wenn man den Sprosspilzgehalt der aus Tallinn von der Ausfuhrkontrollstation der Milchprodukte bei der ersten Schätzung gesandten Butterproben vergleicht mit demjenigen der bei der zweiten Schätzung gesandten Proben, so sieht man, wie sich der Sprosspilzkeimgehalt der Butter bei zweiwöchiger Aufbewahrung der Butter bei einer Temperatur von $+9^0 - +14^0$ C ändert. Im Mittel enthielten die 263 Butterproben bei der ersten Schätzung pro Gramm 282.936 und bei der zweiten 356.479 Sprosspilzkeime. Durchschnittlich zeigte damit der Sprosspilzkeimgehalt bei der Aufbewahrung eine kleine Erhöhung.

Vergleicht man die Zunahme der Sprosspilze in den Butterproben mit ihrem ursprünglichen Sprosspilzkeimgehalt (siehe Tabelle 4), so zeigt sich, dass die Zunahme prozentual um so grösser war, je weniger die Butter anfänglich Sprosspilzkeime enthielt. Der Sprosspilzkeimgehalt bei den im Anfang $>$ 1.000.000 solcher enthaltenden Butterproben zeigte bei zweiwöchigem Stehen sogar eine kleine Abnahme.

TABELLE 4.

Änderungen des Sprosspilzkeimgehalts der Butter während zweiwöchiger Aufbewahrung bei einer Temperatur von $+9^0 - +14^0$ C.

Zahl der Butterproben	Sprosspilzzahl pro 1 Gramm bei der ersten Schätzung			Sprosspilzzahl pro 1 Gramm bei der zweiten Schätzung			Zunahme (+) oder Abnahme (−) des mittleren Sprosspilzkeimgehalts in %
	niedrigster Keimgehalt	höchster "	mittlerer "	mittlerer "	niedrigster "	höchster "	
33	0	100	50	33.351	10	276.000	+ 66.602
38	110	900	386	35.290	< 50	333.500	+ 9042
52	1100	10.000	4134	56.574	200	700.000	+ 1268
50	10.950	100.000	39.342	153.932	300	1.000.000	+ 291
68	110.000	1.000.000	390.647	579.029	8100	2.700.000	+ 48
22	1.050.000	4.650.000	2.075.000	1.877.273	160.000	4.400.000	− 10

Da die Sprosspilze sauerstoffbedürftige Mikroben sind, ist wahrscheinlich der Luftmangel der Faktor, der eine grössere Zunahme der Sprosspilze in der Butter nicht zulässt.

Beziehungen zwischen Sprosspilzzahl und Butterqualität.

Shutt[32]) fand, dass 9 mehr als 100.000 Hefenkeime pro ccm enthaltende Butterproben bei 10° F geringere Haltbarkeit besassen als 5 weniger als 200 Hefenkeime enthaltende Proben. Macy und Richie[17]) fanden, dass 1) keine feste Beziehung zwischen dem Gehalt an Hefen- und Schimmelpilzkeimen und der Qualität der frischen Butter besteht, 2) der Gehalt einer einzigen Butterprobe an Hefen- und Schimmelpilzkeimen kein verlässliches Kennzeichen für die Haltbarkeit der Butter ist, 3) wenn man untereinander eine grössere Zahl von Butterproben vergleicht, die Haltbarkeit der Proben mit niedrigem Gehalt an Hefen- und Schimmelpilzkeimen durchschnittlich etwas besser ist, als die durchschnittliche Haltbarkeit der Proben mit höherem Keimgehalt. Demeter und Maier[2]) gruppierten 422 10 Tage alte Butterproben, geschätzt mit den Punkten < 13 bis 20, nach der Punktzahl in 8 Gruppen und bestimmten für die in jede Gruppe gehörigen Butterproben den mittleren Hefengehalt. Der niedrigste mittlere Hefenkeimgehalt einer Gruppe betrug 421.326 und der höchste 809.386 (in den Einzelproben 175—840.000). Durch Vergleichen des mittleren Hefengehalts der Gruppen fanden die Verfasser keine feste Beziehung zwischen dem Hefengehalt der Butter und ihrer Qualität. Als die Butterproben bei 0°—+5° C aufbewahrt wurden, zeigte es sich, dass die nach 8- und 16wöchigem Stehen besser erhaltenen Proben im Mittel weniger Hefen enthielten als die schlechter erhaltenen. Die Verfasser folgern, dass die Hefen auf die Haltbarkeit der Butter ungünstig wirken. Den Hefengehalt der Butter der einzelnen Meiereien vergleichend fanden die Verfasser, dass der mittlere Hefengehalt bei den Meiereien, die Butter schlechterer Qualität herstellen, und bei denjenigen, die solche guter Qualität herstellen, sich nicht als besonders verschieden erweist.

Wie früher erwähnt, stammte ein Teil der aus Hamburg gesandten Butterproben, nach der Mitteilung des Herrn Leiters der Butterauktion der Meiereiverbände für Schleswig-Holstein, oft aus geringwertige Butter herstellenden Molkereien — diese sind mit den Ziffern I—VI bezeichnet —, und ein anderer Teil der Proben aus gewöhnlich hochwertige Butter herstellenden Molkereien, die mit den Ziffern VII—XII bezeichnet sind. In Tabelle 5 ist der mittlere Sprosspilzkeimgehalt der Butter aus den Molkereien I—VI und VII—XII an den einzelnen Tagen angegeben, wo Proben entnommen wurden. Die Tabelle zeigt, dass die Butter aus Molkereien mit besserer Butterqualität (VII—XII) durchschnittlich weniger Sprosspilze als die Butter aus Molkereien mit geringerer Butterqualität (I—VI) enthält.

TABELLE 5.

Sprosspilzkeimgehalt der Butter, nach den Molkereien gruppiert.

Tag der Entnahme der Proben	Mittlere Sprosspilzzahl pro 1 Gramm			
	Molkereien I—VI		Molkereien VII—XII	
	Zahl der Proben		Zahl der Proben	
15/IX 1928	6	3.163.000	6	2.233.000
11/X 1928	6	3.425.000	6	1.270.000
19/XI 1928	6	3.917.000	6	1.448.000
23/I 1929	6	1.676.000	6	161.000
7/II 1929	6	33.000	6	< 1000

Die aus Tallinn im August 1930 und 1931 geschickten Butterproben teilte ich nach der bei ihrer ersten Schätzung gefundenen Sprosspilzzahl in Gruppen und rechnete die mittlere erreichte Punktzahl für jede Gruppe aus. Diese Daten finden sich in Tabelle 6. Es lässt sich ihnen entnehmen, dass die mittlere Punktzahl für die Butter um so niedriger war, je mehr sie Sprosspilze enthielt. Besonders

TABELLE 6.

Mittlere Punktzahl der nach dem Sprosspilzkeimgehalt angeordneten Gruppen von Butterproben.

Sprosspilzzahl pro 1 Gramm	Zahl der Proben	Mittlere Punktzahl der Butterproben	Niedrigste und höchste Punktzahl der Butterproben
< 100	11	12,11	11,00—13,00
101—1000	24	12,03	10,33—13,00
1001—10.000	49	12,03	10,50—12,83
10.001—100.000	50	11,89	9,50—12,83
100.001—1.000.000	69	11,90	10,00—12,83
> 1.000.000	22	11,41	9,33—12,50

niedrig war die mittlere Punktzahl, im Vergleich mit den übrigen Proben, bei der Butter, die > 1.000.000 Sprosspilzkeime pro 1 Gramm enthielt.

In der Ausfuhrkontrollstation der Milchprodukte zu Tallinn teilt man die Butter unter Zugrundelegung der Schätzungsziffern

in drei Sorten. Die Butter ist I. Sorte, wenn sie geschätzt ist mit 12,00 und mehr Punkten, sie ist II. Sorte, wenn sie geschätzt ist mit der Punktzahl 10,00—<12,00, und III. Sorte, wenn sie geschätzt ist mit weniger als 10 Punkten. Wie sich die Butterproben unter die Sorten und nach ihrem Sprosspilzgehalt verteilen, ist aus der Tabelle 7 zu ersehen. Wie man sieht, findet

TABELLE 7.

Verteilung der Butterproben unter die Sorten und nach ihrem Sprosspilzgehalt.

Sprosspilzzahl pro 1 Gramm	Zahl der Proben insgesamt	Butter I. Sorte		Butter II. Sorte		Butter III. Sorte	
		Zahl der Proben	%	Zahl der Proben	%	Zahl der Proben	%
0—100	11	9	81,8	2	18,2	—	—
101—1000	24	17	70,8	7	29,2	—	—
1001—10.000	49	36	73,5	13	26,5	—	—
10.001—100.000	50	35	70,0	14	28,0	1	2,0
100.001—1.000.000	69	50	72,5	18	26,1	1	1,4
>1.000.000	22	10	45,5	9	40,9	3	13,6

sich unter den Butterproben mit höherem Gehalt an Sprosspilzen weniger Butter I. Sorte, als unter den Butterproben mit niedrigerem Gehalt an Sprosspilzen.

Tabelle 8 und Diagramm 1 geben ein Bild von dem mittleren Sprosspilzgehalt der Butterproben I., II. und III. Sorte. Dem-

TABELLE 8.

Mittlerer Sprosspilzgehalt der Butterproben nach den Buttersorten.

Buttersorten	Zahl der Butterproben	Sprosspilzzahl pro 1 Gramm		
		im Mittel	mindestens	höchstens
I	157	232.500	0	2.330.000
II	63	465.500	6	3.750.000
III	5	1.834.800	13.800	4.650.000

gemäss enthielten Butterproben schlechterer Sorten durchschnittlich viel mehr Sprosspilze als diejenigen besserer Sorten.

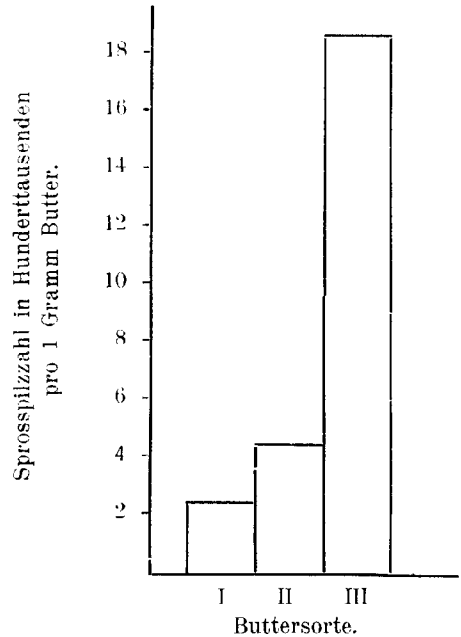


Diagramm 1. Mittlerer Sprosspilzkeimgehalt der einzelnen Buttersorten.

Daher lässt sich auch eine gewisse Beziehung zwischen der Qualität der frischen Butter und dem Gehalt an Sprosspilzen feststellen, was von den oben referierten Arbeiten verneint wird. Diese Beziehung erscheint deutlich erst bei einem höheren Gehalt an Sprosspilzen; im vorliegenden Falle zeigt sich ein grösserer Qualitätsunterschied zwischen den Butterproben mit einer Sprosspilzzahl von $>$ 1.000.000 und $<$ 1.000.000 pro 1 Gramm Butter.

Wie oben erwähnt, wurden die von der Ausfuhrkontrollstation für Milchprodukte in Tallinn geschickten Butterproben aus den für den Haltbarkeitsversuch an der Butter bestimmten Butterfässern genommen. Vergleichen wir den Unterschied der Punktzahlen bei der ersten und bei der zweiten Schätzung der Butterproben (die Proben sind während der Haltbarkeitsversuche im August 1930 und im März und August 1931 untersucht worden), so sehen wir, dass er durchschnittlich um so grösser war, je mehr die

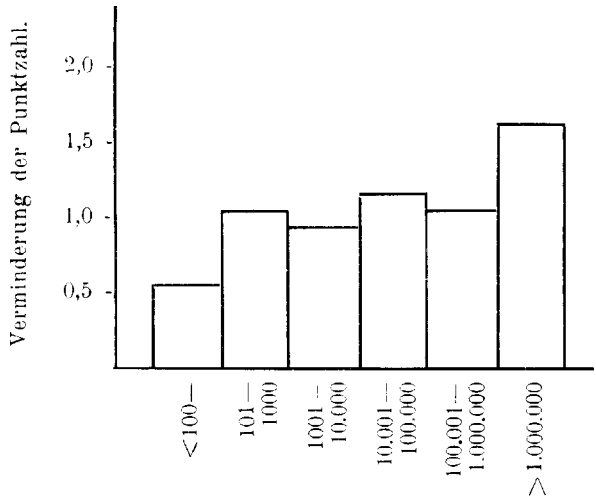
Butter Sprosspilze enthielt. Das wird erläutert durch die Tabelle 9 und das Diagramm 2. Da der Unterschied in den Punktzahlen der ersten und der zweiten Schätzung die Verschlechterung der

TABELLE 9.

Verminderung der Qualität der Butter während der Haltbarkeitsversuche bei verschiedenem Sprosspilzkeimgehalt.

Sprosspilzzahl pro 1 Gramm	Zahl der Butter-proben	Mittlere Punktzahl		Unterschied zwischen d. I. u. II. Punktzahl
		bei der I. Schätzung	bei der II. Schätzung	
<100	33	11,95	11,33	0,62
101—1000	38	11,96	10,86	1,10
1001—10.000	53	12,01	11,07	0,94
10.001—100.000	50	11,89	10,66	1,23
100.001—1.000.000	69	11,89	10,75	1,14
>1.000.000	22	11,41	9,70	1,71

Qualität der Butter, oder umgekehrt die Haltbarkeit der Butter anzeigt, so lässt sich folgern, dass zwischen dem Gehalt der Butter an Sprosspilzen und ihrer Haltbarkeit eine bestimmte



Sprosspilzzahl pro 1 Gramm Butter.

Diagramm 2. Verminderung der Butterqualität bei zweiwöchigem Haltbarkeitsversuch.

Beziehung besteht, die sich darin äussert, dass dem höheren Gehalt an Sprosspilzen eine geringere Haltbarkeit der Butter entspricht. Eine gleiche Beziehung zwischen der Haltbarkeit der Butter und dem Gehalt an Hefen konstatieren auch Macy und Richie sowie Demeter und Maier in ihren im Anfang dieses Abschnitts referierten Arbeiten.

Beziehung zwischen dem Gehalt der Butter an Sprosspilzen und den Butterfehlern.

Von den seitens der Ausfuhrkontrollstation für Milchprodukte aus Tallinn zugesandten Butterproben waren, nach Angabe der Kontrollstation, mehrere von mit mancherlei Geschmacksfehlern behafteter Butter genommen worden. In der Tabelle 10 sind die Butterproben nach den Geschmacksfehlern und dem Gehalt an Sprosspilzen gruppiert worden. Wie die Tabelle zeigt, fanden sich bei der ersten Schätzung häufiger folgende Fehler: 1) gestandener und alter Geschmack, 2) unreiner Geschmack und unrein-saurer Geschmack. Die genannten Fehler traten in den Butterproben sowohl bei niedrigem als auch bei hohem Gehalt an Sprosspilzen auf; besonders häufig war aber Butter mit unreinem Geschmack in den Proben, die $>$ 1.000.000 Sprosspilzkeime pro Gramm enthielten. Auch bei der zweiten Schätzung traten häufig dieselben Fehler auf wie bei der ersten Schätzung, und zwar ungefähr in gleicher Weise in den Butterproben mit niedrigem und mit hohem Gehalt an Sprosspilzen. Ausser den genannten Fehlern trat bei der zweiten Schätzung noch öliger, fischiger, schimmeliger, ranziger und Seifengeschmack ungefähr gleich stark auf in Butterproben sowohl mit niedrigem als auch mit hohem Gehalt an Sprosspilzen. Die Tabelle 10 lässt eine Beziehung zwischen den Butterfehlern: altschmeckend, unreiner und unrein-saurer Geschmack, ölig, seifig, fischig, schimmelig und ranzig, und dem Gehalt der Butter an Sprosspilzen nicht folgerichtig erkennen.

Von der zahlreicheren Anwesenheit der Sprosspilzkeime scheinen in gewissem Masse die Butterfehler „gärig“ und „gärsauer“, sowie vielleicht auch „scharf sauer“ abzuhängen, denn bei der ersten Schätzung waren nur 2 Proben mit hohem Gehalt an Sprosspilzen gärig und gärsauer, bei der zweiten Schätzung

TABELLE 10.

Einteilung der Butterproben nach den Butterfehlern und dem Sprosspilzgehalt.

	I. oder II. Schätzung	Sprosspilzzahl pro 1 Gramm Butter und Zahl der Butterproben					
		0—100	101—1000	1001—10.000	10.001—100.000	100.001—1.000.000	< 1.000.000
Proben insgesamt		33	38	53	50	69	22
Fehlerlose Proben	I	26	27	39	34	51	10
	II	18	9	17	13	12	1
Altschmeckend	I	3	4	4	7	6	1
	II	9	7	20	16	18	6
Unreiner u. unreinsaurer Geschmack	I	3	4	9	6	9	8
	II	4	7	5	10	23	2
Kochgeschmack	I	1	1	—	—	—	—
	II	—	—	—	—	—	—
Öliger Geschmack	I	—	1	—	2	—	—
	II	—	7	7	3	3	1
Aromalos	I	—	—	1	—	—	—
	II	—	2	—	—	2	—
Seifig	I	—	—	—	1	—	
	II	1	1	—	3	1	—
Gärig und gärsauer	I	—	—	—	—	1	1
	II	—	1	1	2	7	10
Scharf sauer	I	—	—	—	—	1	—
	II	—	—	—	2	1	2
Schimmelig	I	—	—	—	—	—	—
	II	—	2	—	1	1	—
Fischig	I	—	—	—	—	—	—
	II	1	—	—	1	1	—
Ranzig	I	—	—	—	—	—	—
	II	—	—	1	—	—	—

aber schon 21 Proben. Da auch nach dem Charakter des Fehlers Grund vorhanden ist anzunehmen, dass er von den Hefen hervorgerufen wird, soll in der Tabelle 11 gesondert das Auftreten des Gärgeschmacks in den Butterproben bei verschiedenem Gehalt an Sprosspilzen näher betrachtet werden. Die Zahlen zeigen, dass zwischen den Butterfehlern „gärig“ und „gärsauer“ und der Zahl der Sprosspilzkeime eine Beziehung besteht, denn bei einem niedrigen Gehalt an Sprosspilzen waren diese Fehler über-

haupt nicht vorhanden und von den > 1.000.000 Sprosspilzkeime pro Gramm enthaltenden Butterproben war fast die Hälfte mit den genannten Fehlern behaftet.

TABELLE 11.

Auftreten des Gär- und gärsauren Geschmacks in der Butter bei der während des Haltbarkeitsversuchs erfolgten zweiten Schätzung.

Sprosspilzzahl pro 1 Gramm	Butterproben insgesamt	Gärige und gärsaure Butterproben	
		insgesamt	in % % d. Gesamtzahl
0—100	33	—	—
101—1000	38	1	2,6
1001—10.000	53	1	1,9
10.001—100.000	50	2	4,0
100.001—1.000.000	69	7	10,1
> 1.000.000	22	10	45,5

Systematische Übersicht über die aus der Butter schleswig-holsteinischer und estnischer Molkereien isolierten Sprosspilze.

In betreff der in der Butter estnischer Molkereien vorkommenden Sprosspilze sind bisher keine systematischen Untersuchungen zur Ausführung gekommen. Auch über die in schleswig-holsteinischer Butter vorkommenden Sprosspilze ist es mir nicht gelungen Arbeiten entsprechenden Inhalts zu finden. Über Butterhefen haben allerdings schon mehrere Forscher geschrieben, aber leider ist in den veröffentlichten Arbeiten die Systematisierung dieser Pilze nicht immer auf einheitlichen Grundlagen erfolgt, wie wir aus der folgenden Literaturübersicht ersehen können.

Weigmann[38]) isolierte aus verdorbener Butter einen Milchzucker vergärenden *Saccharomyces*-Hefestamm. Krüger[11]) isolierte aus käsiger Butter zwei Milchzucker nicht vergärende *Saccharomyces*-Hefestämme. Tiemann[35]) isolierte aus hochwertiger Butter einen Milchsäuregärung veranlassenden *Torula*-Hefestamm. Nach Orla-Jensen[19]) kommen in der Butter zwei besondere Hefengruppen vor: 1) Milchzucker vergärende Hefen und 2) einige *Mycoderma*-Hefen. Erstere bilden auf dem Agar gewöhnlich dicke glattrandige Kolonien, während die anderen dünne mit Ausläufern versehene Kolonien bilden. Rogers[27]) untersuchte eine *Torula*-Hefe, die sich in der Butter recht häufig finden soll; diese Hefe bildete elliptische, 3,6—4,5 μ × 1,8—2,0 μ grosse

an den Enden sprossende Zellen; grössere Sprossverbände bildete sie nicht. Die Hefe zersetzte Butterfett und Milch; Milch brachte sie nicht zum Gerinnen. Teichert[33]) fand in gesalzener Sauerrahmbutter kleinzellige *Torula-*, *Mycoderma-* und rote Hefen. Sayer, Rahn und Farrand[31]) teilten die in Butter vorkommenden Hefen in Gelatine verflüssigende und nicht verflüssigende ein. Die verflüssigenden Hefen wuchsen auf Gelatine mycelförmig und bildeten nach der Verflüssigung auf der Oberfläche der Flüssigkeit eine trockene Haut. Die verflüssigenden Hefen vergärten Dextrose nicht, sie veranlassten Gerinnung und Peptonisierung der Milch bei neutraler Reaktion. Die Zellen waren elliptisch, $4 \times 6\ \mu - 5 \times 6\ \mu$ gross; unter ihnen waren auch runde, $4\ \mu$ grosse Zellen. Unter den nicht verflüssigenden Hefen werden unterschieden 1) die kleine unregelmässige, 2) die runde und 3) die Maltosehefe. Die kleine unregelmässige Hefe trat in Lagerbutter unter den Hefen am häufigsten auf. Ihre Zellen waren klein, häufig nur von $2\ \mu$ Durchmesser, gewöhnlich aber $3 \times 4\ \mu$ gross, von elliptischer oder ovaler Form. In alten Kulturen waren die Hefezellen wurstförmig. Die Gelantinestichkultur war baumartig verzweigt. Milch veränderte sie nicht, oder machte sie im Laufe von 3—4 Wochen schwach alkalisch. Dextrose und Maltose vergärte diese Hefe nicht. Die runde Hefe bildete einzelnstehende runde Zellen von 4—5 μ Durchmesser, Zucker vergärte sie nicht. In Gelatinestichkultur wuchs sie faden- oder perlschnurförmig. Die Maltosehefen waren in der Form sehr verschieden. Einige derselben vergärten Milchzucker. Dombrowski[3]) beschrieb unter anderem 8 aus dänischer und finnländischer Butter isolierte Sprosspilzstämme, von denen 3 *Monilia-*, 1 ein *Zygosaccharomyces-*, 1 ein *Mycoderma-* und 3 *Torula*-Pilze waren. Orla-Jensen[20]) teilte die in der Butter auftretenden Hefen in 4 Gruppen ein: 1) in Zucker vergärende Hefen; sie bilden ovale Zellen von $3 \times 6\ \mu$ Grösse, auf zuckerhaltigem Agar bilden sie einen dünnen Belag; von den Disacchariden vergären sie Rohr- und Milchzucker. Die 2. Gruppe bilden Hefen mit runden oder ovalen Zellen von 2—3 μ Grösse; in Gelatinestichkultur wachsen sie ästchenlos: besser wachsen sie im oberen Teile des Stichkanals; auf zuckerhaltigem Agar bilden sie einen dicken Belag und sondern häufig ein gelblichgrünes Pigment ab. Die 3. Gruppe bilden Hefen mit runden, länglichen, unregelmässig geformten Zellen, meist von 1—2 μ Stärke; in Gelatinestichkultur erfolgt das Wachstum mit Ästchen; der Agarbelag ist etwas dünner als bei der 2. Gruppe. Zur 4. Gruppe gehören Pilze mit runden bis recht langen, oft verzweigten Zellen; sie wachsen in Gelatinestichkultur mit Ästchen — diese Pilze gehören augenscheinlich nicht zu den typischen Hefen. Am häufigsten traten auf in der Butter die zur 2. u. 3. Gruppe gehörigen Hefen. Sandelin[28])[29]) isolierte aus Butter 24 Hefestämme, von denen 23 *Torula* Hansen und 1 *Mycoderma* Hansen waren. Diese Hefen trennte Sandelin nach ihrer Fähigkeit Fett, Milchzucker und Kasein zu zersetzen in 6 Gruppen.

Zur Bestimmung der in schleswig-holsteinischer und estnischer Butter vorkommenden Sprosspilze isolierte ich aus einem Teil der zur Bestimmung des Keimgehalts der Sprosspilze verwendeten Butterproben — insgesamt 44 Proben — 283 Sprosspilzstämme. Von den Butterproben waren 35 aus der Butter

von 17 schleswig-holsteinischen Molkereien genommen; aus ihnen isolierte ich im ganzen 247 Hefestämme. 9 Butterproben waren aus der Butter von 9 estnischen Molkereien genommen; aus diesen Butterproben isolierte ich 36 Sprosspilzstämme.

Die Isolierung und Bestimmung der Sprosspilze führte ich aus im Bakteriologischen Institut der Preussischen Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft. Die Sprosspilze züchtete ich und bewahrte sie auf mit Würzeagar, indem ich sie nach jedem 3. Monat überimpfte. Es bietet Interesse hierbei anzuführen, dass die Sprosspilze auf Würzeagar in mit Paraffin verschlossenen Reagenzgläsern ohne Wechsel des Nährmediums sehr lange am Leben bleiben. Als ich Kiel im Herbst 1929 verliess, verschloss ich die Reagenzgläser mit den Sprosspilzkulturen mit Paraffin. Einen Teil dieser Kulturen, die sehr verschiedenen Sprosspilzgattungen angehörten, öffnete ich in Tartu erst 2 Jahre später. Obgleich der Agarbelag in vielen Reagenzgläsern graulichbraun geworden war, waren noch alle Kulturen am Leben. Beim Isolieren legte ich darauf Gewicht, aus jeder Butterprobe möglichst alle dort vorhandenen Sprosspilzarten zu isolieren. Die Sprosspilzarten suchte ich nach dem Aussehen der Kolonien und den mikroskopischen Bildern zu trennen. Beim Isolieren suchte ich auch festzustellen, welche Sprosspilzgruppen der Zahl nach in jeder Butterprobe dominierten.

Zur Bestimmung der Sprosspilze stellte ich mit den isolierten Stämmen eine Reihe von morphologischen, kulturellen und physiologischen Versuchen und Beobachtungen an. Durch die physiologischen Versuche suchte ich auch ungefähr festzustellen, welche Sprosspilzstämme zu den Butterschädigern gehören.

Um die morphologischen Merkmale der Sprosspilze kennenzulernen, beobachtete ich die Formen der Zellen und der Sprossverbände und die Vermehrungsweisen der Pilze in Hennebergs[7]) Vollmilchfederstrichkultur, auf Würzeagar, in Würze, der 2% Dextrose zugefügt war, und in Magermilch. Als Unterlage für die Untersuchungen dienten die Vollmilchfederstrichkulturen, welche ich im Laufe von 3 Monaten viermal mikroskopierte. Betrachtungen der Vollmilchfederstrichkulturen nahm ich vor 1) in der Zeit vom 5.—7. Tage, 2) vom 20.—25. Tage, 3) vom 45.—50. Tage und 4) um den 90. Tag. Bei der ersten Betrachtung zeichnete ich die 900 mal vergrösserten Pilze mit Hilfe des Zeissschen Prismas

auf Papier; alle anderen mikroskopischen Beobachtungen basierten auf diesen Zeichnungen. Wenn ich bei einer Betrachtung abweichende Formen fand, dann zeichnete ich sie zu den ersteren hinzu. Im Alter von 90 Tagen waren fast alle Vollmilchfederstrichkulturen noch am Leben, was im Widerspruch steht zu der Beobachtung von Trüper[34]), dass Hefen in der Vollmilchfederstrichkultur im Laufe von 4—5 Wochen eingehen. Würzeagarkulturen mikroskopierte ich im Alter von 5—7 und ca. 90 Tagen. Bei den Pilzen der alten Agarkulturen führte ich auch die Sporenfärbung aus. Würzekulturen züchtete ich in Reagenzgläsern und mikroskopierte sie, wenn sie 5—10 Tage und gegen 90 Tage alt waren, besonders die auf der Flüssigkeitsoberfläche und die am Boden gewachsenen Pilze. Die Magermilchkulturen züchtete ich ebenfalls in Reagenzgläsern und mikroskopierte dieselben im Alter von 30 und 90 Tagen.

Die kulturellen Merkmale betrachtete ich auf Würzeschrägagar und in dextrosehaltiger Würze. Auf Würzeschrägagar beschrieb ich den Belag im Alter von 30 Tagen, angebend die Farbe, den Glanz, die Dicke, die Konsistenz, den Charakter der Oberfläche und die Randform des Belages. Bei dextrosehaltiger Würze verfolgte ich das Entstehen der Haut, die Trübung der Flüssigkeit und die Konsistenz des Bodensatzes; die Betrachtungen fanden am 2., 4., 6., 20. und 60. Tage statt. Ausserdem verfolgte ich bei ausgewählten Pilzstämmen 40 Tage lang das Wachstum in der Würzegelatinestichkultur. Diese Pilzstämme sind bei der Beschreibung der Pilzgruppen besonders berücksichtigt worden.

Von physiologischen Versuchen führte ich aus: 1) Gärungsversuche, 2) Milchfettzersetzungsversuche, 3) Milchkaseinzersetzungsversuche und 4) Gelatineverflüssigungsversuche mit ausgewählten Pilzstämmen. Die Gärungsversuche führte ich durch in Reagenzgläsern bei Zimmertemperatur. Zu den Versuchen benutzte ich die bei den morphologischen Versuchen erwähnten dextrosehaltigen Würze- und Magermilchkulturen. Das Gärvermögen beurteilte ich nach der Gasentwicklung in der Flüssigkeit. Die Gasentwicklung verfolgte ich am 2., 4. und 6. Tage. Die Milchfettzersetzung verfolgte ich bei den Vollmilchfederstrichkulturen zugleich mit dem Zeichnen der Pilze. War in den Kulturen im Laufe von 20—25 Tagen die Milchfettzersetzung nicht eingetreten, so zeigten sich Fettzersetzungserscheinungen auch bei späteren Betrachtungen niemals. Die Kaseinzersetzung verfolgte ich

in Magermilch in denselben Gläsern, in denen ich die Milchgärung beobachtete. Die Kulturen bewahrte ich zu diesem Zweck 3 Monate auf. Die Kaseinzersetzung beurteilte ich nach der Farbe und den Veränderungen der Konsistenz der Magermilch. Nach 3monatiger Aufbewahrung schätzte ich den Geschmack der Milch und prüfte ihre Reaktion gegen Lackmus. Die Reinheit der Kulturen kontrollierte ich mit Hilfe des Mikroskops.

Die Pilze sind geordnet nach der von Janke[9]) zusammengestellten Systematik. Ein Pilzstamm, der in Jankes System nicht unterzubringen war, stimmte nach seinen Erkennungsmerkmalen mit der von Kluyver und van Niel[10]) beschriebenen Gattung *Sporobolomyces* überein.

Es stellte sich heraus, dass die von mir aus der Butter isolierten Pilze zu folgenden Gattungen gehören:

I. *Mycotorula* Will,
II. *Torulopsis* (Berlese) Janke,
III. *Pseudomonilia* Geiger,
VI. *Saccharomyces* Meyen,
V. *Sporobolomyces* Kluyver und van Niel,
VI. *Oospora* Wallr.

I. *Mycotorula* Will.

Die zu dieser Gattung gehörigen Hefen bilden gewöhnlich, besonders aber auf Würzeagar, aus Langsprossen (im Sinne von Janke) bestehendes Sprossmycel. Die Grösse der Langsprosse beträgt meist 2—4 $\mu \times$ 15—30 μ. Die Enden der Langsprosse sind gewöhnlich gerundet, seltener zugespitzt. An den Enden oder Seiten der sprossmycelbildenden Langsprosse entstehen durch Sprossung kugel- und eiförmige, oder elliptische Kurzsprossen. Die Agarkolonien, besonders ältere, sind versehen mit Ausläufern, die aus Sprossmycel gebildet sind, das seinerseits aus Langsprossen besteht.

Als typische Eigenschaft der zur Gattung *Mycotorula* gehörigen Pilze wird angesehen die Bewirkung der alkoholischen Gärung. Da die von mir aus der Butter isolierten, nach morphologischen Merkmalen zur Gattung *Mycotorula* gehörigen Pilzstämme in der Mehrzahl (mit Ausnahme der 3. Gruppe) Alkoholgärung nicht hervorrufen, so ist der grössere Teil von diesen Pilzen nicht typische *Mycotorula*-Hefen. Es ist aber hierbei zu

bemerken, dass Will die Diagnose für die Gattung *Mycotorula* bei der Beschreibung der in den Brauereien vorkommenden Sprosspilze aufstellte.

Die zur Gattung *Mycotorula* gehörigen Pilzstämme teilte ich nach den morphologischen Merkmalen in 3 Gruppen. Wie aus nachfolgenden Zeilen folgt, unterscheiden sich diese Gruppen untereinander auch in vielen physiologischen Eigenschaften.

1. Gruppe: Die Zellen des Sprossmycels sind so schwach untereinander verbunden, dass das Mycel gewöhnlich bei der Anfertigung des mikroskopischen Präparates zerfällt. Infolgedessen kann man in gewöhnlichen mikroskopischen Präparaten fast nur einzelnstehende Hefezellen sehen. Die Bildung von Sprossmycel kann man aber bemerken, wenn unter das Mikroskop eine ganz kleine Agarkolonie gebracht und dieselbe vom Rande betrachtet wird (siehe Tafel I, Abb. 1). Sehr zweckmässig ist es, die Entwicklung der von diesen Hefen gebildeten Zellverbände auf einer dünnen Agarschicht zu verfolgen, die gleich dem hängenden Tropfen auf der unteren Seite des Deckglases untergebracht ist. Auch in der Vollmilchfederstrichkultur bilden diese Hefen gewöhnlich nur einzeln auftretende kugel- und eiförmige oder längliche Zellen verschiedener Grösse, während Zellverbände fast vollständig fehlen. Die sprossmycelbildenden Langsprosse sind wurstförmig, von 2—3 $\mu \times$ 10—25 μ Grösse. Die Grösse der neben dem Mycel wachsenden kugel- und eiförmigen Zellen ist sehr variierend, besonders in flüssigen Nährböden; die Grösse schwankt zwischen 1 $\mu \times 2\,\mu$ und 4 $\mu \times 6\,\mu$. Die Zellen sind inhaltsarm. Auf Würzeagar bilden diese Hefen einen weissen, dicken, sauerrahmähnlichen Belag mit glatter Oberfläche. In älteren Kulturen haben die Belagränder gewöhnlich Ausläufer. Eine Haut auf der Flüssigkeitsoberfläche bilden diese Hefen entweder überhaupt nicht, oder nur in älteren Kulturen. Häufig entsteht aber auf der Flüssigkeitsoberfläche am Reagenzglase ein kleiner Ring. Die Flüssigkeit junger flüssiger Kulturen ist etwas trübe. In Würzegelatinestichkultur wachsen 2 ausgewählte Stämme (IV—2, VIII—4) fast nur im oberen Teile des Stichs in ca. 1—2 cm Tiefe von der Oberfläche. Im unteren Teile des Stiches ist kaum Wachstum su sehen. Die Pilzkultur ist im oberen Teile des Stichs mit Ästchen versehen. Im Laufe von 40 Tagen verflüssigen diese Stämme an der Oberfläche in sehr geringem Masse Gelatine. Gärung veranlassen diese Hefepilze gewöhnlich nicht;

wenn das bei einer Einzelkultur der Fall ist, so erfolgt die Gärung kaum merklich. In Magermilch bewirkt kein einziger Stamm Gärung, aber sie verändern die Farbe der Milch nach ca. 40 Tagen ins Gelbliche, später wird sie etwas durchscheinend; bei einigen Stämmen koaguliert schliesslich die Milch gallertartig. Die Milchreaktion verändern sie gegen Ende des Versuchs in eine gegen Lackmus alkalische, und den Geschmack der Milch in einen käseartigen. Aus den Veränderungen der Eigenschaften der Milch kann geschlossen werden, dass diese Hefen langsam das Kasein zersetzen. Einige Stämme zersetzten in der Vollmilchfederstrichkultur im Laufe von 14—20 Tagen in geringem Masse Milchfett. Von den isolierten Sprosspilzen gehören in diese Gruppe 24 Stämme.

Aus dieser und den anderen Pilzgruppen wählte ich zu ergänzenden Untersuchungen einige Pilzstämme aus, die nach den Vorversuchen in ihren Eigenschaften für die Gruppe besonders typisch waren. Aus den Gruppen, bei denen alle Stämme ihren Merkmalen nach einander sehr ähnelten, bestimmte ich für ergänzende Untersuchungen 2 Stämme, während ich aus den Gruppen, bei denen sich in morphologischen, Kultur- oder auch physiologischen Merkmalen keine besondere Einheitlichkeit zeigte, um so mehr Stämme wählte, als in ihnen Typen vorkamen. Aus der vorliegenden Gruppe wählte ich zu weiteren Untersuchungen 2 Stämme: IV—2 (Tafel I, Abb. 1) und VIII—4.

2. Gruppe: Das von den Langsprossen gebildete Sprossmycel ist von beständigem Charakter, weswegen man dasselbe gewöhnlich auch in flüssigen Kulturen und in Kulturen im hängenden Tropfen finden kann. Die Langsprosse des Sprossmycels sind wurstförmig oder von keilartigem Durchschnitt; die Grösse der Zellen beträgt $2—4\,\mu \times 10—30\,\mu$. Die aus dem Mycel herauswachsenden Zellen sind, je nach den Stämmen, sehr verschieden gestaltet: kugel-, ei-, keilförmig, elliptisch und länglich; ihre Grösse beträgt $2—4\,\mu \times 3—20\,\mu$. Die Hefezellen dieser Gruppe sind etwas inhaltsreicher, als die zur 1. Gruppe gehörigen. Auf Würzeagar bildet ein Teil dieser Hefen einen weissen, dicken, sauerrahmartigen, mit Ausläufern versehenen Belag, während der andere Teil einen graulichweissen, dünneren Belag, von trocknerer Konsistenz, mit kurzen Ausläufern oder ohne solche bildet. Die Belagfläche ist bei beiden Teilen eben. Der grössere Teil dieser Hefenstämme bildet auf der Oberfläche der

flüssigen Nährsubstrate in 5—20 Tagen eine dicke, leicht zerfallende Haut, welche bei Bewegung leicht in Stücken zu Boden sinkt. In Würzegelatinestichkultur wachsen 8 ausgewählte unten genannte Stämme fast nur im oberen Teile des Stichs in der Tiefe von 1—2 cm von der Oberfläche, im unteren Teile desselben lässt sich kaum Wachstum beobachten. Die Pilzkultur ist im oberen Teile des Stichs mit Ästchen versehen. Im Laufe von 40 Tagen verflüssigen diese Pilzstämme Gelatine nicht. Ein Teil derselben veranlasst Gärung in dextrosehaltiger Würze, ein anderer nicht. In Magermilch bewirken sie keine Gärung, aber dieselben Veränderungen wie die Hefen der ersten Gruppe. Viele Stämme zersetzen in Vollmilchfederstrichkultur kräftig Milchfett, indem sie die Fettkügelchen in 6—10 Tagen vollständig deformieren. Von den isolierten Sprosspilzen gehören 55 Stämme in diese Gruppe. Unter ihnen wählte ich zu weiteren Untersuchungen 9 Stämme aus: II—10 (Tafel II, Abb. 6), II—21 (Tafel II, Abb. 7), III—14 (Tafel III, Abb. 1), III—18 (Tafel III, Abb. 2), IV—3, VI—7 (Tafel I, Abb. 2), VI—14 (Tafel III, Abb. 3), IX—7 (Tafel III, Abb. 4), XII—10 (Tafel IV, Abb. 1).

3. Gruppe: Die Pilze bilden aus Langsprossen bestehendes Sprossmycel auf festen Nährböden; in flüssigen Nährsubstraten kann man aber Langsprosse nur bei einzelnen Stämmen im Bodensatz finden. Die auf festen Nährböden wachsenden Langsprosse sind wurstförmig, von 3—4 $\mu \times$ 20—30 μ Grösse. Die Sprosse entstehen nur an den Enden der Zellen. Die aus dem Mycel herauswachsenden Zellen sind länglich, 3—4 $\mu \times$ 6—10 μ gross. In flüssigen Nährsubstraten finden sich grössere oder kleinere aus Kurzsprossen bestehende Zellverbände. Die Zellen sind in flüssigen Nährsubstraten inhaltsreich, elliptisch, von 5—8 $\mu \times$ 7—13 μ Grösse. Auf Würzeagar ist der Hefebelag hellgrau, dünn, mit glänzender oder matter, glatter oder (seltener) gefalteter Oberfläche, von trockener Konsistenz. Der Rand des alten Agarbelages ist mit Ausläufern versehen. Die Zeit, in der sich die Haut auf dextrosehaltiger Würze bildet, ist verschieden: ein Teil der Stämme bildet die Haut schon in 24 Stunden, ein anderer Teil in 3—5 Tagen, während ein dritter Teil sie überhaupt nicht bildet. In Würzegelatinestichkultur wachsen 2 ausgewählte Stämme (IV—19, IX—9) fast nur im oberen Teil des Stichs in 1—2 cm Tiefe von der Oberfläche, denn im unteren Teile desselben ist das Wachstum kaum merklich. Aus dem oberen Teile des

Stiches wachsen lange Ästchen hervor. Im Laufe von 40 Tagen verflüssigen diese Pilzstämme Gelatine nicht. Alle Stämme vergären energisch dextrosehaltige Würze. In Magermilch bedingt diese Hefengruppe weder Gärung noch andere Veränderungen. In Vollmilchfederstrichkultur wachsen diese Hefen schlecht. Milchfett zersetzt keine derselben. Von den isolierten Sprosspilzen gehören 45 Stämme in diese Gruppe. Zu ergänzenden Untersuchungen bestimmte ich 2 Stämme: IV—19 (Tafel I, Abb. 3) und IX—9 (Tafel I, Abb. 4).

II. *Torulopsis* (Berlese) Janke.

Die zu dieser Gattung gehörigen Hefen bilden sowohl auf festen, als auch auf flüssigen Nährsubstraten aus Kurzsprossen bestehende Zellverbände. Zur Gattung *Torulopsis* gehören 4 besondere Hefengruppen (Gruppen 4—7).

4. Gruppe: Die Hefezellen sind sowohl bei festen, als auch bei flüssigen Nährsubstraten kugelförmig, von 3—6 μ Durchmesser. In alten Kulturen kommen Riesenzellen vor von einer Grösse bis 10 μ. Die Zellen sind inhaltsarm; in ihnen findet man gewöhnlich 1—2 grosse Öltropfen. Die Hefe bildet unregelmässige, haufenförmige Zellverbände. Auf Würzeagar bildet der grössere Teil dieser Hefen einen glänzenden, dicken, sauerrahmartigen, ganzrandigen Belag, während der andere, kleinere Teil einen dünnen, matten Belag mit gezacktem Rande bildet. Auf dextrosehaltiger Würze bilden die Hefen am Rande des Reagenzglases einen Ring, lassen die Flüssigkeit klar und bewirken keine Gärung. In Würzegelatinestichkultur wachsen 5 der weiterhin zu erwähnenden ausgewählten Stämme besser im oberen Teile des Kanals, als im unteren, aber auch im letzteren ist das Wachstum ein verhältnismässig kräftiges. Die Pilzkultur ist im Stichkanal ohne Ästchen. In 40 Tagen verflüssigen diese Stämme Gelatine nicht. Diese Hefen wachsen sehr gut in Magermilch, lassen aber die Milch äusserlich unverändert. Nach längerer Zeit zeigt diese Milch eine gegen Lackmus schwach saure Reaktion, und es bildet sich auf der Oberfläche ein gelbgrüner Ring. In Vollmilchfederstrichkultur spaltet kein zu dieser Gruppe gehöriger Hefestamm Milchfett. Von den isolierten Sprosspilzen gehören zu dieser Gruppe 44 Stämme. Unter ihnen bestimmte ich zu ergänzenden Untersuchungen 5 Stämme: IV—8, VI—8 (Tafel IV, Abb. 2), VII—3, XVIII—2, XXI—2.

5. Gruppe: Die inhaltsreichen Hefezellen sind sowohl auf festen als auch auf flüssigen Nährmedien elliptischer Form, von 3—5 $\mu \times 5$—10 μ Grösse. Grosse Zellverbände bilden diese Hefen nicht. Der Hefebelag ist auf Würzeagar dünn, von trockner Konsistenz, mit glatter Oberfläche, entweder matt oder glänzend, ganzrandig, von grauer bis graulichweisser Farbe. Dextrosehaltige Würze bleibt klar, eine Haut oder ein Ring auf der Flüssigkeitsoberfläche entsteht nicht. In Würzegelatinestichkultur wachsen 2 dazu gewählte Stämme (III—12, VIII—8) sehr schlecht. Im oberen Teil des Kanals, in 1,0—1,5 cm Tiefe von der Oberfläche, ist die Kultur mit kurzen, kaum bemerklichen Ästchen versehen. In 40 Tagen verflüssigen diese Stämme Gelatine nicht. Die Hefen veranlassen keine Gärung in dextrosehaltiger Würze und Magermilch. In letzterer treten keinerlei sichtbare Veränderungen auf. Spaltung von Milchfett wird in Vollmilchfederstrichkultur auch nicht beobachtet. Von den isolierten Sprosspilzen gehören zu dieser Gruppe 37 Stämme. Für ergänzende Untersuchungen wurden 2 Stämme ausgewählt: III—12 und VIII—8 (Tafel IV, Abb. 3).

6. Gruppe: Die Hefezellen sind sowohl auf festen, als auf flüssigen Nährsubstraten elliptisch, von 5—6 $\mu \times 6$—8 μ Grösse, oder kugelförmig, von 5—6 μ Durchmesser, sehr inhaltsreich, mit mehreren kleinen Öltropfen. In flüssigen Nährmedien treten kleinere Sprossverbände auf. Der Hefebelag auf Würzeagar ist von mittlerer Stärke und weisser Farbe, ganzrandig, von trockner Konsistenz. Der grössere Teil der zu dieser Gruppe gehörigen Hefestämme bildet auf dextrosehaltiger Würze keine Haut, nur einzelne Stämme bilden eine solche nach längerem Stehen. In Würzegelatinestichkultur wachsen 2 ausgewählte Stämme (V—15, XII—9) besser im oberen Teil des Kanals als im unteren, aber auch hier ist das Wachstum ein kräftiges. Die Pilzkultur ist im Stichkanal ohne Ästchen. In 40 Tagen verflüssigen diese Stämme keine Gelatine. Die Hefen bewirken Gärung in dextrosehaltiger Würze und Magermilch. Magermilch lässt der grössere Teil der Hefestämme äusserlich unverändert, nur ein kleinerer Teil macht sie gelblicher und bringt sie zum Gerinnen. Die Reaktion der Milch ist nach 90 Tagen entweder neutral oder sauer; der Geschmack ist der gegorene. In Vollmilchfederstrichkultur spalten diese Hefen Milchfett nicht. Von den isolierten Sprosspilzen gehören zu dieser Gruppe 15 Stämme. Unter ihnen

entnahm ich für ergänzende Untersuchungen 2 Stämme: V—15 (Tafel IV, Abb. 4) und XII—9.

7. Gruppe: Rosahefe. Die Hefezellen sind sowohl auf festen, als auch auf flüssigen Nährmedien elliptischer Form, 4—6 $\mu \times$ 5—7 μ gross, sehr inhaltsreich, und treten meist einzeln auf. Der Hefebelag ist auf Würzeagar rosa gefärbt, von feuchtem Aussehen und breiartiger Konsistenz. Die Hautbildung auf der Flüssigkeitsoberfläche fehlt bei ihnen, wohl aber bilden manche Stämme auf der Oberfläche älterer flüssiger Kulturen einen Ring. In Würzegelatinestichkultur wachsen 2 ausgewählte Stämme (I—4, IV—23) im Kanal fast gar nicht. Die Pilzkultur ist im Kanal ohne Ästchen. Nach ca. 15 Tagen verflüssigen diese Stämme wenig Gelatine, die Verflüssigung erfolgt an der Oberfläche schalenförmig. Die Hefen bedingen nicht Gärung in dextrosehaltiger Würze und in Magermilch, geben aber letzterer eine stark gelbliche Färbung und verändern die Reaktion der Milch in eine alkalische. Manche Stämme lassen die Milch gallertartig gerinnen und machen ihren Geschmack zu einem widerlichen, seifigen. In Vollmilchfederstrichkultur zersetzen diese Hefen Milchfett nicht. Von den isolierten Sprosspilzen gehören zu dieser Gruppe 15 Stämme. Unter diesen verblieben für ergänzende Untersuchungen 2 Stämme: I—4 (Tafel IV, Abb. 5) und IV—23.

III. *Pseudomonilia* Geiger.

Die zu dieser Gattung gehörigen Pseudosaccharomyceten bilden in jungen Kulturen hauptsächlich ovale, elliptische oder kugelförmige Zellen, während man in älteren Kulturen oft langes, fadenförmiges, unseptiertes Mycel finden kann, das bei der Sprossung gewöhnlicher hefenförmiger Zellen entsteht. Zur Gattung *Pseudomonilia* gehören 2 besondere Hefengruppen (Gruppe 8—9).

8. Gruppe: Die hefenförmigen Zellen sind elliptisch oder wurstförmig-länglich, von 3—4 $\mu \times$ 5—14 μ Grösse. Aus manchen Zellen wächst ein langes, fadenähnliches, unseptiertes Mycel von 1,0—1,5 μ Stärke hervor, an dessen Seiten bei einzelnen Stämmen infolge Sprossung eiförmige Zellen wachsen. Die hefenförmigen Zellen wachsen zusammen zu grossen Sprossverbänden. Auf Würzeagar bilden sie einen weissen, sauerrahmartigen Belag, mit oder ohne Ausläufer, mit glatter oder rauher Oberfläche. Auf Nährflüssigkeiten geben sie in einigen Wochen eine leicht zerfallende dicke Haut. In Würzegelatinestichkultur wachsen 2 ausgewählte

Stämme (II—14, XV—4) hauptsächlich im oberen Teil des Kanals in 1,5—2,0 cm Tiefe. Die Pilzkultur ist im oberen Teil des Kanals mit Ästchen versehen. Gelatine verflüssigen diese Stämme in 40 Tagen nicht. Einige Stämme rufen in dextrosehaltiger Würze Gärung hervor, andere nicht. In Magermilch unterbleibt die Gärung, die Reaktion der Milch wird nach ca. 70 Tagen alkalisch, manche Stämme koagulieren Milch gallertartig und verleihen ihr eine gelbe Färbung, der Geschmack der Milch wird widerlich, etwas seifig. In Vollmilchfederstrichkultur spalten manche Stämme schon in 3—4 Tagen kräftig Fett, während andere letzteres überhaupt nicht angreifen. Von den isolierten Sprosspilzen gehören zu dieser Gruppe 4 Stämme, unter denen zu den Ergänzungsuntersuchungen 2 Stämme, II—14 (Tafel I, Abb. 5 und Tafel V, Abb. 2) und XV—4 (Tafel I, Abb. 6), dienten.

9. Gruppe: Die hefenförmigen Zellen sind rund, von 4—5 μ Durchmesser, oval oder elliptisch, von 3—4 $\times$ 5—7 μ Grösse, an der einen Seite mit einer kleinen, scharfen, schnabelartigen Schwellung ausgestattet. Die Zellen sind inhaltsarm und enthalten, besonders wenn sie auf festen Nährböden wachsen, einen oder mehrere grosse Öltropfen (siehe Tafel I, Abb. 7). Die Stärke des Mycels ist ungleich; auch bei ein und demselben Faden finden sich dickere und feinere Stellen (siehe Tafel V, Abb. 3); der Durchmesser des Mycels beträgt gewöhnlich 1—3 μ. Auf Würzeagar bildet sich ein dicker, gelber, ganzrandiger Belag, der entweder von trockner Konsistenz und an der Oberfläche etwas rauh, oder von feuchtem Aussehen und glänzend ist. Auf der Oberfläche von Flüssigkeiten erzeugen diese Pilze in einigen Wochen eine dicke, rauhe Haut. In Würzgelatinestichkultur wachsen 2 gewählte Stämme (II—22, VIII—14) im Innern des Stichs recht dürftig. Im oberen Teil des Kanals bildet die Pilzkultur bis zur Tiefe von 1 cm einzelne, kurze, kaum bemerkbare Ästchen. In 40 Tagen verflüssigen diese Pilzstämme Gelatine oberflächlich in geringem Masse. Dextrosehaltige Würze und Magermilch werden nicht vergärt. Magermilch bekommt durch diese Hefen anfänglich eine saure Reaktion, die die Milch in einzelnen Fällen sogar zum Gerinnen bringt; später, in 4—10 Wochen, machen die Hefen die Milch alkalisch und verwandeln sie in eine Flüssigkeit von grünlicher Farbe und scharfem Käsegeschmack. Ein Teil dieser Hefen zersetzt in Vollmilchfederstrichkultur in ca. 7 Tagen Milchfett ganz kräftig, während der andere Teil auch in 90 Tagen die

Fettkügelchen unversehrt lässt. Von den isolierten Sprosspilzen gehören in diese Gruppe 9 Stämme. Unter ihnen behielt ich zu ergänzenden Untersuchungen 2 Stämme, II—22 (Tafel I, Abb. 7 und Tafel V, Abb. 3) und VIII—14 (Tafel I, Abb. 8).

IV. *Saccharomyces* Meyen.

Die zu dieser Gattung gehörigen Hefen bilden in den Hefezellen kugelförmige oder elliptische Sporen mit einfacher Hülle. Aus der Gattung *Saccharomyces* fanden sich in Butter 2 besondere Hefengruppen (Gruppen 10—11).

10. Gruppe: Die Hefen bilden in Vollmilchfederstrichkultur oder auf Würzeagar runde Sporen von 2 μ oder elliptische von 2×3 μ Grösse. In der Zellenform und in den kulturellen und physiologischen Merkmalen ähneln sie sehr den in der 6. Gruppe beschriebenen Hefen; sie unterscheiden sich von letzteren nur dadurch, dass bei einem Teil der Hefestämme der in Rede stehenden Gruppe sich viele Mutterzellen in Milchkultur nach der Sprossung von einer Tochterzelle nicht vollständig trennen, sondern mit ihr durch einen breiten Hals verbunden bleiben (siehe Tafel II, Abb. 1); auf Würzeagar und in Würze konnte ich diese Erscheinung nicht beobachten. Die verbunden gebliebenen Mutter- und Tochterzellen machen bei vorläufiger Betrachtung den Eindruck, als ob es sich um kopulierende Zellen handle; bei längerer genauer Betrachtung überzeugt man sich aber, dass derartige Verbände durch Sprossung entstehen und die Kopulation bei diesen Stämmen nicht stattfindet. Unter den Zwillingszellen enthalten die meisten Sporen. Sporen enthalten auch die anderen Zellen, aber verhältnismässig seltener. Die Hefen bewirken Gärung in Magermilch und, mit einer Ausnahme (Stamm IV—13), auch in dextrosehaltiger Würze. Von den isolierten Sprosspilzen gehören in diese Gruppe 14 Stämme. Unter ihnen wurden zu ergänzenden Untersuchungen die Stämme II—1 (Tafel II, Abb. 1) und IV—13 bestimmt.

11. Gruppe: Diese Hefen bilden auf Würzeagar ausser aus Kurzsprossen bestehenden Sprossverbänden noch Sprossmycel aus Langsprossen. In flüssigen Nährmedien fehlt gewöhnlich das aus Langsprossen bestehende Sprossmycel. Die Langsprosse sind wurstförmig, 3—4 $\mu \times 20$—30 μ gross, die Kurzsprosse elliptisch, 4—7 $\mu \times 6$—8 μ gross. Die Zellen sind inhaltsreich und enthalten kleine Öltropfchen. Die im Innern der Hefenzellen vorhan-

denen Sporen sind von elliptischer Form und 2,5—3,5 $\mu \times$ 3,5—4,0 μ gross; in einer Zelle bilden sich 1—4 Sporen. Die in Langsprossen befindlichen Sporen sind in Reihen, die in Kurzsprossen befindlichen in Haufen geordnet. Der Hefebelag auf Würzeagar ist hellgrau, von mitlerer Dicke, glänzend, von trockner Konsistenz. In älteren Kulturen ist der Belagrand mit Ausläufern versehen. Auf der Oberfläche von Flüssigkeiten entsteht keine Haut. In Würzegelatinestichkultur wächst 1 gewählter Stamm (XIII—2) gut, aber besser im oberen Teil des Kanals als im unteren. Die Pilzkultur ist im Stichkanal fast bis zum Boden dicht mit Ästchen bedeckt. In 40 Tagen verflüssigen diese Stamme Gelatine nicht. Sie bewirken energische Gärung in dextrosehaltiger Würze und Magermilch; letztere verändern sie nicht sichtbar, verleihen ihr aber eine schwach saure Reaktion und gegorenen Geschmack. In Vollmilchfederstrichkultur wird Milchfett nicht zersetzt. Von den isolierten Sprosspilzen gehören zu dieser Gruppe 3 Stämme, von denen zu ergänzenden Untersuchungen Stamm XIII—2 (Tafel II, Abb. 2 und Tafel V, Abb. 1) nachgelassen wurde.

V. *Sporobolomyces* Kluyver und van Niel.

Die Diagnose der Gattung *Sporobolomyces* stellten auf 1925 Kluyver und van Niel[10]). In diese Gattung gehören rote oder lachsfarbene, hefenähnliche, durch Sprossung sich vermehrende Pilze. Ein Teil der Pilzzellen bildet auf gutentwickelten Sterigmen sich in die Luft erhebende, nierenförmige Sporen, die nach dem Reifwerden mittels eines besonderen Mechanismus von der Mutterzelle abgeworfen werden. Wenn man sowohl auf den Boden als auch auf den Deckel einer Petrischale Nähragar bringt, die obere Hälfte der Schale mit *Sporobolomyces*-Pilzen impft und die Schale dann so stehen lässt, so entsteht, nachdem der Pilzbelag auf der oberen Hälfte der Schale zur Erscheinung gekommen ist, ein solcher auch auf der unteren Hälfte derselben, der in der Form ein Spiegelbild des oberen Belages ist. Nach Kluyvers und van Niels Meinung gehört die Gattung *Sporobolomyces* zu den Basidiomyceten. In die Gattung *Sporobolomyces* gehört von den isolierten Sprosspilzen 1 Stamm.

Ein weiterer Stamm von *Sporobolomyces* wurde um dieselbe Zeit im Bakteriologischen Institut der Preussischen Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft aus einer von einer schles-

wig-holsteinischen Molkerei erhaltenen Butterprobe durch die Instituts-Hilfskraft Frl. Salmon isoliert.

Der Stamm des *Sporobolomyces*-Pilzes ist unten in der 12. Gruppe beschrieben.

12. Gruppe: Die Pilzzellen sind sowohl auf festen als auch auf flüssigen Nährsubstraten elliptisch, hefenförmig. An dem einen Ende vieler Zellen findet sich eine kleine schnabelartige scharfe Schwellung. Die älteren Pilzzellen enthalten gewöhnlich 2 grosse Öltropfen. An der Seite einzelner Zellen wächst ein Stielchen heraus, dessen Länge ca. $^1/_2$ der Zellenlänge beträgt; am Ende desselben bildet sich auf dem Wege der Sprossung eine Spore (siehe Tafel II, Abb. 3). Viele Zellen mit derartigen Sporen findet man in jungen Agarkulturen. Die Grösse der Zellen beträgt 4—5 $\mu \times 8$—10 μ und die Grösse der ausgewachsenen Sporen ca. $3\,\mu \times 6\,\mu$. Der Belag von Würzeagar ist ohne Ausläufer, von roter Farbe, bei jungen Kulturen mit glatter Oberfläche, später gefaltet. Bei umgekehrter Petrischale bildet dieser Pilz nach einigen Tagen auf dem auf die untere Hälfte gebrachten Agar einen Pilzbelag, der das Spiegelbild des oberen ist. Auf der Oberfläche der flüssigen Kulturen bildet der Pilz nach längerer Zeit eine dicke rote Haut. In Würzegelatinestichkultur erfolgt im Innern des Stichkanals fast gar kein Wachstum. Die Pilzkultur ist im Stichkanal ohne Ästchen. Nach 15 Tagen wird Gelatine an der Oberfläche in geringem Masse verflüssigt; die Verflüssigung geht schalenförmig vor sich. Gärung wird weder in dextrosehaltiger Würze noch in Magermilch beobachtet. Magermilch wird im Laufe von ca. 10 Tagen kräftig gelb; nach 30 Tagen zersetzt der Pilz die Milch zu einer trüben Flüssigkeit, ihre Reaktion ist alkalisch und der Geschmack seifenartig widerlich. In Vollmilchfederstrichkultur zersetzt der Pilz kräftig Milchfett. Der *Sporobolomyces*-Stamm X—10 (Tafel II, Abb. 3) diente zu ergänzenden Untersuchungen.

VI. *Oospora* Wallr.

Die in der Butter gefundenen zur Gattung *Oospora* gehörigen Sprosspilze vermehren sich hauptsächlich auf dem Wege der Sprossung, weswegen sie zu dem Typus der „Gärungsmonilia" zu rechnen sind. Da diese Pilze aber keine Gärung veranlassen (Verursachung von alkoholischer Gärung wird von Janke

für eine typische Eigenschaft der „Gärungsmonilia" gehalten), so sind sie eigentlich nicht typische „Gärungsmonilien". Ausser Sprossverbänden bilden diese Pilze verhältnismässig häufig, immer aber in älteren Kulturen, typisches septiertes Mycel. Das septierte Mycel kann aus hefenförmigen Zellen entstehen und umgekehrt. Zur Gattung *Oospora* gehört von den aus Butter isolierten Sprosspilzen eine Sprosspilzgruppe (Gruppe 13).

13. Gruppe: Die hefenförmigen Pilzzellen sind elliptisch von 4—5 μ × 6—7 μ Grösse, eiförmig oder länglich, von 4—5 μ × 11—15 μ Grösse, und wachsen zusammen zu kleineren oder grösseren Sprossverbänden. Der Myceldurchmesser beträgt 2—4 μ. Auf Würzeagar bilden die Pilzzellen einen dünnen hellgrauen Belag; der Rand des letzteren zeigt gewöhnlich keine Ausläufer; Ausläufer entstehen nur in einzelnen Fällen. Die Oberfläche des Agarbelags ist bei einigen Stämmen glatt, bei anderen gefaltet und sammetartig, was durch das herauswachsende Mycel bedingt wird. In Würzegelatinestichkultur wachsen 2 ausgewählte Stämme (II—7, XI—15) fast nur auf der Oberfläche der Gelatine, im Kanal aber merklich nur in 1—2 cm Tiefe. Die ausgewählten Stämme verflüssigen Gelatine energisch; die Verflüssigung beginnt an der Oberfläche und geht gleichmässig in die Tiefe. Auf der Oberfläche der verflüssigten Gelatine und anderer flüssiger Nährsubstrate entsteht frühzeitig ein dicker hautartiger Belag. In Magermilch und dextrosehaltiger Würze erfolgt keine Gärung. Die Pilze zersetzen das Kasein der Milch kräftig, indem sie die Milch in einigen Tagen in eine grünliche Flüssigkeit alkalischer Reaktion verwandeln. In Vollmilchfederstrichkultur zersetzen sie Milchfett energisch, indem sie die Fettkügelchen in einigen Tagen vollständig deformieren. Von den isolierten Sprosspilzen gehören in diese Gruppe 3 Stämme, von denen zu ergänzenden Untersuchungen 2 Stämme, II—7 (Tafel II, Abb. 4 und Tafel VI, Abb. 1) und XI—15 (Tafel II, Abb. 5), dienten.

In den von mir untersuchten Butterproben fanden sich am häufigsten zu den Gattungen *Mycotorula* und *Torulopsis* gehörige Sprosspilze, und unter diesen besonders die in der 1. und 2. Gruppe beschriebenen *Mycotorula*-Hefen, die in der 4. Gruppe beschriebenen kugelförmigen und die in der 5. Gruppe beschriebenen elliptischen *Torulopsis*-Hefen. Verhältnismässig häufig fand ich auch die in der 3., 6., 7. und 10. Gruppe beschriebenen Hefen. Selte-

nere Sprosspilze waren diejenigen der 8. und 9. Gruppe aus der Gattung *Pseudomonilia*, der 11. Gruppe aus der Gattung *Saccharomyces*, der 13. Gruppe aus der Gattung *Oospora* und der 12. Gruppe aus der Gattung *Sporobolomyces*.

Was die relative Häufigkeit der einzelnen Pilzgruppen anbetrifft, so war sie in der Butter Schleswig-Holsteins und in derjenigen Estlands die gleiche, nur mit dem Unterschiede, dass Pilze der 11. Gruppe (aus der Gattung *Saccharomyces*) sich überhaupt nicht in schleswig-holsteinischer Butter und Pilze der 12. Gruppe (die Gattung *Sporobolomyces*) überhaupt nicht in estnischer fanden.

Will man die von mir in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Sprosspilze vergleichen mit den von anderen früher beschriebenen aus der Butter isolierten Sprosspilzen, so ist es ziemlich schwer zu sagen, ob es sich in der vorliegenden Arbeit um dieselben Pilzgruppen handelt. Auch in früher erschienenen Arbeiten ist die Gruppierung der Pilze hauptsächlich nach der Form der Zelle, nach kulturellen und physiologischen Merkmalen erfolgt; dabei ist es aber vielfach offen gelassen worden zu welcher Gattung eine Pilzgruppe gehört, oder die Bestimmung der Pilzgattungen ist nach abweichenden Systemen ausgeführt worden. Da die Beschreibung der Pilze immerhin auf den gleichen Unterlagen basiert, so ist es trotzdem möglich, die Gruppen der Pilze untereinander zu vergleichen. Aus dem Vergleich ergibt sich, dass die in der Butter Schleswig-Holsteins und Estlands aufgetretenen wichtigeren Sprosspilzgruppen morphologisch ähnlich sind den in der Butter anderer Länder aufgetretenen wichtigeren Sprosspilzgruppen. Z. B. lässt sich die in der oben referierten Arbeit von Sayer, Rahn und Farrand[31]) beschriebene kleine unregelmässige Hefe im allgemeinen zusammenstellen mit der in meiner Arbeit beschriebenen 1. Gruppe und die runde Hefe mit der 4. Gruppe, die von Dombrowski[3]) beschriebenen *Torula lactis* δ und ε wiederum mit meiner 4. Gruppe und *Mycoderma lactis* α mit meiner 3. Gruppe; Orla-Jensens[20]) 1. Gruppe fällt zusammen mit meiner 6., 10. und 11. Gruppe, seine 2. Gruppe mit meiner 4. und 5. Gruppe, seine 3. Gruppe mit meiner 1. und 2. Gruppe und seine 4. Gruppe mit meiner 8., 9. und 13. Gruppe. Sandelins[28]) Hefengruppe h stimmt augenscheinlich überein mit meiner 6. Gruppe, seine Gruppe b mit meiner 4., seine Gruppen d, k, i mit meiner 5. und seine Gruppen a, c, e, f, j, l, m mit meiner

1. und 2. Gruppe. Orla-Jensen[20]) zufolge treten in der Butter häufiger auf seine 2. und 3. Hefengruppe, nach mir, wie früher erwähnt, die 1., 2., 4. und 5. Gruppe der Sprosspilze, welche Pilze, wie ebenfalls schon angeführt, ähnlich sind den Pilzen der 2. und 3. Gruppe Orla-Jensens.

Als neue, bisher in der Butter nicht näher beschriebene Sprosspilze wären anzusehen von den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Pilzen die *Pseudomonilia*-Hefe, beschrieben in der 8. und 9. Gruppe, eine *Saccharomyces*-Hefengruppe, beschrieben in der 11. Gruppe, und der *Sporobolomyces*-Pilz, beschrieben in der 12. Gruppe.

Physiologische Eigenschaften ausgewählter Sprosspilzstämme nach vorbereitenden und ergänzenden Versuchen.

Zusammenfassung der physiologischen Eigenschaften nach den Vorversuchen. Bei den Vorversuchen mit den gewählten Sprosspilzstämmen ergaben sich die in Tabelle 12 zusammengefassten physiologischen Eigenschaften. Aus der Zusammenfassung lässt sich ersehen, dass viele Sprosspilzstämme Milchfett, Kasein und Milchzucker stark zersetzen. Man kann vermuten, dass diese Pilzstämme Butterschädlinge sind. Hinsichtlich der Butterschädigung sind daher verdächtig die Pilzgruppen 2, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13.

Physiologische Eigenschaften der Sprosspilze auf Grund der ergänzenden Versuche. Ich unterzog dabei der Untersuchung folgende physiologische Eigenschaften der Sprosspilze: 1) das Gärvermögen der Pilze in Zuckerlösungen, 2) den Einfluss der Pilze auf den Säuregrad der Milch, 3) den Einfluss der Kochsalzkonzentration auf das Wachstum der Sprosspilze, 4) den Einfluss der Reaktion der Nährsubstanz auf das Wachstum der Sprosspilze und 5) den Einfluss der Temperatur auf das Wachstum der Sprosspilze. Ich beabsichtigte mit diesen Versuchen: 1) zu charakterisieren die ausgewählten Sprosspilzstämme, 2) klarzustellen den Einfluss verschiedener bei der Butteraufbewahrung wesentlicher Faktoren, wie der Kochsalzkonzentration, der Reaktion und der Temperatur, auf die Entwicklung der Sprosspilze.

TABELLE 12.

Zusammenfassung der physiologischen Eigenschaften der ausgewählten Sprosspilzstämme auf Grund von Vorversuchen.

Stämme	Gattungen	Gruppen	Fettzersetzung	Kaseinzersetzung	Gärung in Milch	Gärung in dextrosehaltiger Würze	Gelatineverflüssigung
IV— 2	*Mycotorula*	1	—	+	—	—	+
VIII— 4	„	1	+	+	—	—	+
II—10	„	2	++	?	—	—	—
II—21	„	2	?	+	—	—	+
XII—10	„	2	?	+	—	—	—
III—14	„	2	—	+	—	—	—
III—18	„	2	?	+	—	—	—
VI— 7	„	2	++	+	—	—	—
VI—14	„	2	+	+	—	—	—
IV— 3	„	2	++	+	—	—	—
IX— 7	„	2	+	+	—	—	—
IV—19	„	3	—	—	—	+++	—
IX— 9	„	3	—	—	—	+++	—
VI— 8	*Torulopsis*	4	—	—	—	—	—
IV— 8	„	4	—	—	—	—	—
VII— 3	„	4	—	—	—	—	—
XVIII— 2	„	4	—	?	—	—	—
XXI— 2	„	4	—	?	—	—	—
VIII— 8	„	5	—	—	—	—	—
III—12	„	5	—	—	—	—	—
V—15	„	6	—	—	+++	+++	—
XII— 9	„	6	—	—	+++	++	—
I— 4	„	7	?	+	—	—	++
IV—23	„	7	—	+	—	—	++
II—14	*Pseudomonilia*	8	—	?	—	—	—
XV— 4	„	8	++	?	—	—	—
II—22	„	9	+	++	—	—	+
VIII—14	„	9	+	++	—	—	+
II— 1	*Saccharomyces*	10	—	—	+++	++	—
IV—13	„	10	—	—	++	—	—
XIII— 2	„	11	—	—	+++	+++	—
X—10	*Sporobolomyces*	12	++	++	—	—	++
II— 7	*Oospora*	13	+++	+++	—	—	+++
XI—15	„	13	++	+++	—	—	+++

Bemerkung. In der Tabelle bedeutet: — zersetzt nicht, vergärt nicht; + zersetzt oder vergärt, aber schwach; ++ zersetzt oder vergärt stark; +++ zersetzt oder vergärt sehr stark.

Eigenschaften der Sprosspilze bezüglich der Vergärung von Zucker. Die Fähigkeit der Sprosspilze Zucker zu vergären prüfte ich im Lindnerschen Kleingärversuch. Zu den Gärversuchen dienten Dextrose, Galactose, Lactose, Saccharose, Maltose und bei einigen Stämmen auch Laevulose. Die Gärgläser hielt ich während der Versuchszeit, 10 Tage, bei Zimmertemperatur. Die Resultate der Gärversuche

TABELLE 13.

Vermögen der Sprosspilzstämme Zucker zu vergären.

Stämme	Gattungen	Gruppen	Dextrose	Galactose	Laevulose	Lactose	Saccharose	Maltose	Bemerkungen
VIII— 4	*Mycotorula*	1	+	—		—	+	—	Langsame Gärung
IV 2	„	1	+	—		—	+	—	
II—10	„	2	?	—		—	—	—	
II—21	„	2	?	?		—	—	?	
XII—10	„	2	?	?		—	—	—	
III—14	„	2	+	+		—	—	—	
III—18	„	2	+	—		—	—	—	
VI— 7	„	2	+	—		—	—	—	
VI—14	„	2	?	—		—	—	—	
IV— 3	„	2	?	—		—	—	—	
IX— 7	„	2	—	—		—	—	—	
IV—19	„	3	+	—		—	—	—	
IX— 9	„	3	+	—		—	—	—	
VI— 8	*Torulopsis*	4	—	—	?	—	?	—	
IV— 8	„	4	—	—	?	—	?	—	
VII— 3	„	4	—	—		—	—	—	
XXIII— 2	„	4	—	—		—	—	—	
XXI— 2	„	4	—	—	?	—	?	—	
VIII— 8	„	5	?	—		—	—	—	
III—12	„	5	?	—		—	—	—	
V—15	„	6	+	+		+	+	—	
XII— 9	„	6	+	+		+	+	—	
I— 4	„	7	—	—		—	—	—	
IV—23	„	7	—	—		—	—	—	
II—14	*Pseudomonilia*	8	+	+		—	—	—	
XV— 4	„	8	—	—		—	—	—	
II—22	„	9	—	—		—	—	—	
VIII—14	„	9	—	—		—	—	—	
II— 1	*Saccharomyces*	10	+	+		+	+	—	
IV—13	„	10	—	+		+	—	—	Langsame Gärung
XIII— 2	„	11	+	+		+	+	—	
X—10	*Sporobolomyces*	12	—	—		—	—	—	
II— 7	*Oospora*	13	—	—		—	—	—	
XI—15	„	13	—	—		—	—	—	

sind in der Tabelle 13 dargestellt. In der Tabelle sind mit + bezeichnet die Fälle, in denen eine Gärung sicher vor sich ging, und mit ? diejenigen, bei denen unter dem Glase nur ein Gasbläschen von 1—3 mm zu beobachten war. Dass es sich auch in den mit ? bezeichneten Fällen unzweifelhaft um eine schwache Zuckervergärung und nicht um eine zufällige Täuschung handelt, z. B. durch Glykogenzersetzung, ergibt sich daraus, dass bei Wiederholung der Versuche mit ein und demselben Hefestamm, das Gasbläschen bei den mit ? notierten Zuckerlösungen stets und bei den mit — notierten Zuckerlösungen niemals entstand.

Als bedeutsamere Resultate der Gärversuche lassen sich folgende anführen:

1) Die in der Tabelle 13 verzeichneten Sprosspilzstämme vergären Maltose nicht, mit Ausnahme eines mit ? vermerkten Falles. Augenscheinlich ist die Vergärung der Maltose den in Butter und Milch auftretenden Sprosspilzen nicht speziell eigen, denn auch keiner der Hefenpilze, die Dombrowski[3]) aus Butter, Milch und anderen Michprodukten, oder die Sandelin[28]) aus Butter und die Trüper[36]) aus Milch isolierte, vergärte Maltose; nur Sayer, Rahn und Farrand[31]) fanden in der im Kühlhause gestandenen Butter unter anderen auch Maltose vergärende Hefen; auch nach Orla-Jensen[19]) tritt in Butter häufig eine Maltose vergärende *Mycoderma*-Art auf. Man kann daher schliessen, dass die in der Gärungsindustrie vorkommenden Hefen, besonders die Kulturhefen, in der Butter in grösseren Mengen nicht auftreten.

2) Nicht alle Sprosspilze, welche Disaccharide vergären, vergären beide Komponenten der Disaccharide in reiner Form. Im vorliegenden Falle vergärt die *Saccharomyces*-Hefe IV—13 wohl Lactose und eine ihrer Komponenten: Galactose, aber nicht Dextrose. Die *Torulopsis*-Hefen VI—8, IV—8 und XXI—2 vergären, wenn auch kaum merklich, Saccharose und Laevulose, vergären aber, ebenso wie IV—13, keine Dextrose. Dass der Stamm IV—13 die Eigenschaft besitzt Lactose zu vergären und Dextrose nicht zu vergären, bemerkte ich schon beim Vorversuch, denn dieser Stamm vergärte wohl Magermilch, rief aber in dextrosehaltiger Würze nicht die geringste Gasausscheidung hervor. Dass Hefen nur eine Komponente der Disaccharide vergären

und Dextrosevergärung nicht veranlassen, ist eine verhältnismässig seltene, aber auch schon früher bekannte Erscheinung; so z. B. fand Mazé[18]), dass von 11 aus Weichkäsen isolierten Hefenstämmen, die Lactose vergärten, 1 Stamm Lactose und Galactose vergärte, aber in dem Falle, dass die Lösung ausser Dextrose keinen anderen Zucker enthielt, die Dextrose unvergärt liess.

Einfluss der Sprosspilze auf den Säuregrad der Milch.

Sandelin[29]) verfolgte den Einfluss von 14 aus Butter isolierten Hefestämmen auf den Säuregrad der Milch. Von diesen Hefestämmen erhöhten 2 Stämme und erniedrigten 12 Stämme den Säuregrad der Milch.

Um die Frage, welchen Einfluss die von mir isolierten Sprosspilze auf den Säuregrad der Milch ausüben, zu lösen, liess ich 100 ccm mit Sprosspilzen infizierter Milch in Kolben bei einer Temperatur von 22° C stehen und titrierte darauf die Milch am 3., 10., 20. und 30. Tage mit n/10 NaOH-Lösung unter Benutzung des Indikators Phenolphthalein. Wieviel von der Lauge zum Neutralisieren der 100 ccm Milch erforderlich war, ist in der Tabelle 14 angegeben. Wie aus der Tabelle zu ersehen, ist der Einfluss der morphologisch in eine und dieselbe Gruppe gehörigen Pilze auf die Milch verhältnismässig gleichartig. Unter Berücksichtigung der verbrauchten Laugenmenge und der Änderungen des Aussehens der Milch lässt sich behaupten, dass:

1) die 3. Pilzgruppe der Gattung *Mycotorula*, die 5. Pilzgruppe der Gattung *Torulopsis* und 1 Pilzstamm der 8. Gruppe der Gattung *Pseudomonilia* die Milch unverändert lassen;

2) die 1. und 2. Pilzgruppe der Gattung *Mycotorula*, die 7. Gruppe der Gattung *Torulopsis*, 1 Pilzstamm der 8. Gruppe der Gattung *Pseudomonilia*, 1 Pilzstamm der Gattung *Sporobolomyces* und die 13. Gruppe der Gattung *Oospora* den Säuregrad der Milch erniedrigen oder die Milch alkalisch machen;

3) die 4. Pilzgruppe der Gattung *Torulopsis* (mit einer Ausnahme), die 6. Pilzgruppe der Gattung *Torulopsis*, die 9. Pilzgruppe der Gattung *Pseudomonilia* und die 10. und 11. Pilzgruppe der Gattung *Saccharomyces* den Säuregrad der Milch erhöhen; hierbei ist hinzuzufügen, dass die Pilze der 9. Pilzgruppe der Gattung *Pseudomonilia*, wie die Vorversuche zeigten, der Milch im Laufe längerer Zeit eine alkalische Reaktion verleihen;

4) alle Milchzucker vergärenden Hefestämme sowohl der Gattung *Torulopsis* als auch der Gattung *Saccharomyces* den Säu-

TABELLE 14.

Einfluss der Sprosspilzstämme auf den Säuregrad der Milch und auf ihr Aussehen.

Stämme	Gattungen	Gruppen	Zum Neutralisieren von 100 ccm Milch gebraucht ccm n/10 NaOH-Lösung am				Bemerkungen
			3. Tage	10. Tage	20. Tage	30. Tage	
VIII—4	*Mycotorula*	1	20	19	12	3	Am 20. Tage: nach der Farbe der Milch zu urteilen — Zersetzungsbeginn; am 30. Tage: Farbe graulich.
IV—2	„	1	20	15	6	4	desgl.
II—10	„	2	20	18	14	9	Am 30. Tage: Milch äusserlich unverändert.
II—21	„	2	20	20	14	9	Am 30. Tage: Milch dickgelegt, Molke wenig abgeschieden.
XII—10	„	2	20	18	13	9	Am 20. Tage: Milch am Kolbenboden dick; am 30. Tage: von gelblicher Farbe, enthält Kaseinstückchen.
III—14	„	2	20	15	5	2	Am 30. Tage: Milch von graulicher Farbe.
VI—7	„	2	20	19	16	10	Am 30. Tage: Milch äusserlich unverändert.
VI—14	„	2	20	19	13	8	Am 30. Tage: Milch graulich.
IV—3	„	2	20	15	11	8	desgl.
IX—7	„	2	20	20	16	9	desgl.
IV—19	„	3	20	19	18	18	Am 30. Tage: Milch äusserlich unverändert.
IX—9	„	3	20	18	18	18	desgl.
VI—8	*Torulopsis*	4	20	20	20	21,5	desgl.
IV—8	„	4	20	23	28	32	Am 30. Tage: an d. Oberfläche grünlicher Ring, sonst unverändert.
VII—3	„	4	20	23	25	25	Am 30. Tage: Milch äusserlich unverändert.
XVIII—2	„	4	20	20	20	18	desgl.
XXI—2	„	4	20	24	24	25	desgl.
VIII—8	„	5	20	20	20	20	desgl.
III—12	„	5	20	19	18	18	desgl.
V—15	„	6	25	35	37	44	Am 10. Tage: Milch beim Kochen dickgelegt; am 30. T.: Farbe der Milch unverändert.
XII—9	„	6	24	34	34	34	desgl.

TABELLE 14 (Fortsetzung).

Stämme	Gattungen	Gruppen	Zum Neutralisieren von 100 ccm Milch gebraucht ccm n/10 NaOH-Lösung am				Bemerkungen
			3. Tage	10. Tage	20. Tage	30. Tage	
I—4	*Torulopsis*	7	20	20	15	18	Am 20. T.: Milch gelblich; am 30. T.: Milch in trübe Flüssigkeit verwandelt.
IV—23	„	7	20	13	5	alkalisch	desgl.
II—14	*Pseudomonilia*	8	20	13	3	1,5	Am 30. T.: Milch gelblich.
XV—4	„	8	20	20	20	20	Am 30. T.: Milch äusserlich unverändert.
II—22	„	9	20	20	27	52	Am 30. T.: Milch dickgelegt.
VIII—14	„	9	20	20	28	35	Am 20. T.: Milch gelblich u. dickgelegt; am 30. T.: Milch in trübe Flüssigkeit verwandelt.
II—1	*Saccharomyces*	10	30	39	40	40	Am 30. T.: Milch beim Kochen dickgelegt, Farbe unverändert.
XIII—2	„	11	21	35	39	56	Am 20. u. 30. T.: Milch beim Kochen dickgelegt, Farbe unverändert.
X—10	*Sporobolomyces*	12	20	18	15	7	Am 30. T.: Milch vollständig zersetzt, zähflüssig.
II—7	*Oospora*	13	22	23	alkalisch	alkalisch	Am 5. T.: Milch völlig zersetzt.
XI—15	„	13	20	22	7	alkalisch	Am 10. T.: Milch völlig zersetzt.
	Kontrolle		20	20	20	20	Am 30. T.: Milch unverändert.

regrad der Milch erhöhen. Bei den Milchzucker vergärenden Hefen scheint die Fähigkeit den Säuregrad der Milch zu erhöhen allgemein vorhanden zu sein, denn auch die von Trüper[36]) aus Milch isolierten 19 Milchzucker vergärenden Hefestämme, ebenso wie auch 1 von Sandelin[28]) aus Butter isolierter Hefestamm, der Milchzucker vergärte, erhöhten den Säuregrad der Milch.

Einfluss des Kochsalzgehalts des Nähragars und der Butter auf das Wachstum der Sprosspilze in den entsprechenden Medien. Der Einfluss des Kochsalzes als eines Butter konservierenden Stoffes auf die Butterschädiger, darunter auch die Hefen, ist wiederholt untersucht worden.

Fettick[4]) fand, dass sich die Hefen noch in 6% Kochsalz enthaltender Butter vermehren können. Die von Rahn[25]) und seinen Mitarbeitern aus Butter isolierte kleine unregelmässige Hefe wuchs noch auf 24% NaCl enthaltendem Agar. Brown[1]) fand, dass von 31 aus Butter isolierten Hefestämmen 15 noch auf einer Nährsubstanz, die 12% NaCl enthielt, wachsen konnten. Dombrowski[3]) prüfte das Vergärungsvermögen von 3 aus Milch und Milchprodukten isolierten, Milchzucker vergärenden Hefestämmen in einer NaCl enthaltenden Zuckerlösung; kein einziger dieser Hefestämme vergärte 15% NaCl enthaltende Zuckerlösung. Sandelin[28]) isolierte aus Butter 24 Hefestämme: diese Hefen wuchsen in einer 10% NaCl enthaltenden Labmolke, während sie in einer 20% NaCl enthaltenden Labmolke sich nicht mehr vermehrten. Macy[15]) bestimmte den Keimgehalt von Schimmelpilzen und Hefen in 2700 Butterproben. Aus den Untersuchungen ging hervor, dass der Hefekeimgehalt der Butter von dem NaCl-Gehalt abhängig war: einem höheren NaCl-Gehalt entsprach durchschnittlich ein niedrigerer Hefekeimgehalt und umgekehrt. Trüper[36]) untersuchte den Einfluss von Kochsalz auf 19 aus Milch isolierte, Milchzucker vergärende Hefestämme: war zum Nährmedium 10% NaCl zugesetzt, so vergärten die Hefen den Zucker nicht mehr gut; ein Nährmedium mit 15% NaCl verhinderte die Gärung vollständig. Wojtkiewicz[41]) und dessen Mitarbeiter fanden, dass auf Butter gestreutes Salz pro Gramm bis 10.000 Hefekeime enthielt. Sie nehmen an, dass Hefen in nassem Salz wachsen können, wenn in dasselbe aus der Butter Nährstoffe eingedrungen sind. Macy[16]) untersuchte den Gehalt an Hefen von 483 gesalzenen und 123 ungesalzenen Butterproben vor der Aufbewahrung im Lager und nachher. Der Hefekeimgehalt der gesalzenen Butter erhöhte sich bei 32,3% und verminderte sich bei 62,3% der Proben, derjenige der süssen Butter bei 71,4% rsp. 25,2% der Proben.

Aus den Angaben der Literatur geht hervor, dass das Kochsalz auf die Zunahme der Hefenkeimzahl hindernd wirkt. Welche Konzentration von Kochsalz erforderlich ist, um das Wachstum von Hefen in Nährmedien und in der Butter zu verhindern, darüber gehen die Resultate der Arbeiten auseinander. In einigen Arbeiten ist diese Frage übrigens nicht näher untersucht worden.

Um den Einfluss des Kochsalzes auf die von mir isolierten Sprosspilze festzustellen, verglich ich das Wachstum der Pilze auf 0%, 3%, 6%, 12% und 20% NaCl enthaltendem Würzeagar. Die Sprosspilze züchtete ich in Petrischalen. Zu diesem Zweck goss ich in jede Schale eine gleichgrosse Menge Agar und impfte 3 Sprosspilzkolonien auf die erstarrte Agarfläche. Die Platten hielt ich bei einer Temperatur von 22° C 10 Tage lang, nach deren Ablauf ich den Durchmesser der Kolonien mass. Der Durchmesser der auf Agar gewachsenen Sprosspilzkolonien ist in Tabelle 15 angegeben. Die in der Tabelle 15

TABELLE 15.

Einfluss des Kochsalzes auf das Wachstum der Sprosspilze auf Agar.

Stämme	Gattungen	Gruppen	NaCl-Gehalt des Agars in % % und Durchmesser der Kolonien in mm				
			0%	3%	6%	12%	20%
			mm	mm	mm	mm	mm
VIII—4	*Mycotorula*	1	5—6	5—6	5	1	—
IV—2	„	1	5—6	5—6	5—6	1	—
II—10	„	2	6	5	4	—	—
II—21	„	2	10	8	6	4	—
XII—10	„	2	4	4	3—4	2—3	—
III—14	„	2	5—6	5—6	3—4	1	—
III—18	„	2	5—6	5—6	4	—	—
VI—7	„	2	6	5—6	3—4	1—2	—
VI—14	„	2	6	5—6	4	1—2	1
IV—3	„	2	6	4—5	4	—	—
IX—7	„	2	6	5	4	?	—
IV—19	„	3	6—7	6	4	—	—
IX—9	„	3	7	6	4	—	—
VI—8	*Torulopsis*	4	7	6	5	3	1
IV—8	„	4	8	7	5	3	1
VII—3	„	4	7	6—7	5	3	0,5
XVIII—2	„	4	7	6—7	5	3	0,5
XXI—2	„	4	7—8	7	6—7	2—3	—
VIII—8	„	5	7—8	4	2—3	—	—
III—12	„	5	5	4—5	1	—	—
V—15	„	6	4—5	4	3	—	—
XII—9	„	6	5	4	3	—	—
I—4	„	7	6—7	5	5	—	—
IV—23	„	7	15—16	8	5	2—3	—
II—14	*Pseudomonilia*	8	4—5	5—6	3—4	1	—
XV—4	„	8	4—5	3	2—3	0,5	—
II—22	„	9	6	6—7	3	—	—
VIII—14	„	9	4—5	4—5	2—3	—	—
II—1	*Saccharomyces*	10	5	4	2—3	—	—
XIII—2	„	11	6—8	4	2	—	—
X—10	*Sporobolomyces*	12	11	7	5	—	—
II—7	*Oospora*	13	23	13	8	—	—
XI—15	„	13	6—7	4—5	3	—	—

verzeichneten Masse der Sprosspilzkolonien beweisen, dass NaCl das Wachstum aller Stämme der Sprosspilze gehindert hat. Ein 3% NaCl-Gehalt des Agars äussert allerdings noch fast gar keinen hemmenden Einfluss auf das Wachstum der Sprosspilze; ein 6% NaCl-Gehalt hindert das Wachstum einzelner Stämme schon merklich, obgleich diese NaCl-Konzentration noch keinen Stamm veranlasst sein Wachstum vollständig einzustellen; bei einem 12% NaCl-Gehalt stellen aber schon 17 Pilzstämme ihr Wachstum vollständig ein, und die übrigen 16

Pilzstämme zeigen eine merkliche Hemmung des Wachstums; ein 20% NaCl-Gehalt bewirkt das vollständige Aufhören des Wachstums von 28 Pilzstämmen, und die übrigen 5 Stämme zeigen dabei auch nur ein kümmerliches Wachstum.

Am widerstandsfähigsten sind dem Einfluss des NaCl gegenüber die kugelförmigen *Torulopsis*-Hefen der 4. Gruppe. Alle Milchzucker vergärenden Hefen sowohl der *Torulopsis*- als auch der *Saccharomyces*-Gattung besitzen nur ein schwaches Widerstandsvermögen gegen NaCl, denn keiner dieser Stämme entwickelte sich auf 12% NaCl enthaltendem Agar.

Beim Vergleichen des Einflusses von NaCl auf die Sprosspilze auf Agar und in der Butter muss man den Umstand im Auge behalten, dass das NaCl der Butter in Lösung in den in der Butter befindlichen Wassertropfen enthalten ist, weswegen der NaCl-Prozentsatz der Butterlake bedeutend höher ist als der auf die ganze Butter entfallende NaCl-Prozentsatz. Da die Mikroben der Butter gerade in den Wassertropfen wachsen, muss man, um den Einfluss des NaCl der Butter auf die Sprosspilze klarzulegen, nicht mit dem NaCl-Gehalt der Butter rechnen, sondern mit demjenigen der Butterlake. Da Butter im Mittel 12—16 % Wasser enthält, so ist der NaCl-Prozentsatz der Butterlake ca. 6—8 mal oder im Mittel 7 mal so gross als derjenige der ganzen Butter. Demnach beträgt in 0,5%, 1%, 2% und 3% NaCl enthaltender Butter der Gehalt an NaCl in der Butterlake ungefähr 3,5%, 7%, 14% und 21%. Man muss annehmen, dass das NaCl in der Butterlake den gleichen Einfluss auf die Sprosspilze ausübt, wie im Agar. Da in 12% NaCl enthaltendem Agar die Vermehrung vieler Sprosspilze sistiert ist, so muss man annehmen, dass auch ein gleich grosser NaCl-Gehalt der Butterlake oder ein ca. 2% NaCl-Gehalt der Butter die Vermehrung des grösseren Teiles der Sprosspilze sistiert, und dass in ca. 3% NaCl enthaltender Butter die Zahl der Sprosspilze bei der Aufbewahrung der Butter nicht mehr nennenswert zunimmt. Dass diese Annahme richtig ist, das erweist ein mit einigen Sprosspilzstämmen ausgeführter Versuch. Zum Versuch wählte ich 2 Milchzucker vergärende Hefestämme (V—15, II—1), deren Wachstum auf 12 % NaCl enthaltendem Agar vollständig sistiert wurde, und 2 *Torulopsis*-Hefestämme der 4. Gruppe (VI—8, IV—8), auf deren Wachstum das NaCl am schwächsten wirkte. Mit

den angegebenen Pilzen infizierte ich sterilisierten Süssrahm und stellte aus ihm nach einem später zu beschreibenden Verfahren Süssrahmbutter her, die ich im Klümpchenzustande mit sterilem NaCl salzte. Die zum Versuch angefertigten Butterproben hielt ich 2 Wochen bei einer Temperatur von 17°—20° C. Die Versuchsresultate finden sich in der Tabelle 16. Aus der

TABELLE. 16

Einfluss des Kochsalzes auf die Vermehrung der Sprosspilze in der Butter.

Pilzstämme	Wasser-% der Butter	NaCl-%		Hefenkeimgehalt pro 1 Gramm		
		der Butter	der Butterlake	bei Versuchsbeginn	4 Tage alt	14 Tage alt
I—1	nicht bestimmt	ungesalzen		155.000	6.500.000	7.000.000
„	12,0	0,29	2,4	151.000	4.000.000	3.700.000
„	11,5	0,69	6,0	68.000	1.250.000	1.310.000
V—15	nicht bestimmt	ungesalzen		60.000	7.400.000	7.200.000
„	11,4	0,47	4,1	66.000	4.200.000	3.800.000
„	11,2	2,28	20,4	28.000	36.000	32.000
IV—8	nicht bestimmt	ungesalzen		181.000	5.100.000	6.400.000
„	11,4	1,05	9,2	21.000	6.400.000	5.400.000
„	11,2	1,99	17,8	8.800	217.000	277.000
VI—8	nicht bestimmt	ungesalzen		69.000	4.900.000	5.500.000
„	11,4	0.47	4,1	15.400	1.500.000	6.100.000
„	11,8	1,85	15,7	5 200	50.000	98.000

Tabelle ersehen wir, dass die Vermehrung der Pilzstämme II—1 und V—15 in der Butter schon merklich gehemmt ist, wenn die Butter ca. $^1/_2$ % NaCl (die Butterlake 4,1%—6,0% davon) enthält; in ungefähr 2% NaCl enthaltender Butter (in 20,4% NaCl enthaltender Butterlake) vermehrte sich der Stamm V—15 überhaupt nicht mehr nennenswert. Die Stämme IV—8 und VI—8, die auf Agar grössere NaCl-Konzentrationen ertrugen, sind auch gegen den Einfluss des NaCl in Butter weniger empfindlich als die Stämme II—1 und V—15; so äussert ein ca. 1% NaCl-Gehalt der Butter (ein 9,3% NaCl-Gehalt der Butterlake) auf die Vermehrung des Stammes IV—8 keinerlei Einfluss, während ein nahezu 2%-iger NaCl-Gehalt der Butter (oder ein 15,7—17,8% NaCl-Gehalt der Butterlake) das Wachstum dieser Pilzstämme stark hemmt.

Die Pilzstämme II—1 und V—15 rufen in ungesalzener Butter bei günstiger Temperatur stets einen starken Gärgeschmack und -geruch hervor; wenn aber die Vermehrung der Hefen infolge des grossen NaCl-Gehalts gehemmt ist, dann bleibt auch der Gärgeschmack und -geruch aus. Beobachtungen in betreff der Geschmacks- und Geruchsfehler der mit den Pilzstämmen II—1 und V—15 infizierten Butter sind in der Tabelle 17 zu finden.

TABELLE 17.

Konservierender Einfluss des Kochsalzes hinsichtlich der Vorbeugung des Gärgeruchs und -geschmacks der Butter, die durch Hefen hervorgerufen werden.

Pilzstämme	NaCl-% der Butter	Beobachtungen in betreff des Buttergeschmacks und -geruchs
II—1	ungesalzen	Am 3. Tage merkbar kräftiger Gärgeruch und -geschmack.
„	0,29	Gärgeruch und -geschmack merkbar erst am 4. Tage.
„	0,69	Nach 7 Tagen ist kaum Gärgeruch und -geschmack merkbar; im Alter von 14 Tagen ist dieser Geruch und Geschmack bedeutend schwächer als bei ungesalzener Butter.
V—15	ungesalzen	Wie bei II—1 in ungesalzener Butter.
„	0,47	Schwacher Gärgeruch und -geschmack am 4. Tage; im Alter von 14 Tagen ist dieser Geruch und Geschmack bedeutend schwächer als bei ungesalzener Butter.
„	2,28	Gärgeruch und -geschmack bei 2 Wochen alter Butter nicht zu bemerken.

Da alle geprüften Milchzucker vergärenden Hefestämme auf Agar dem NaCl gegenüber in gleicher Weise empfindlich sind, so kann man die beim Versuch erhaltenen Daten auch hinsichtlich anderer Milchzucker vergärender Hefestämme verallgemeinern.

Verfolgt man die Resultate der 1930 und 1931 in den Sommermonaten in der Ausfuhrkontrollstation für Milchprodukte zu Tallinn ausgeführten Haltbarkeitsversuche nach den Berichten der Kontrollstation[23)24)], so zeigt sich, dass der zur Zeit der II. Schätzung der Haltbarkeitsversuche in der Butter gefundene Gär- und gärsaure Geruch und Geschmack öfter auftritt in ungesalzener und schwach gesalzener Butter, als in stärker gesalzener, was die Angaben der Tabelle 18, die nach den Be-

richten der Kontrollstation zusammengestellt sind, zeigen. Da der Tabelle 11, Seite 20 zufolge sich ergibt, dass der bei den Haltbarkeitsversuchen auftretende Gär- und gärsaure Geruch und Geschmack hauptsächlich durch die Sprosspilze hervorgerufen wird, so beweist auch die in der Tabelle 18 gemachte Zusammenfassung, dass es mittels NaCl möglich ist die Sprosspilze der Butter zu bekämpfen.

TABELLE 18.

Auftreten des Gär- und gärsauren Geruchs und Geschmacks bei Haltbarkeitsversuchen an der Butter je nach dem Gehalt der Butter an Kochsalz.

NaCl-% der Butter	Insgesamt Butterproben	Butterproben mit Gär- und gärsaurem Geruch und Geschmack	
		zusammen	in %% der Gesamtzahl
ungesalzen	750	66	8,8%
0,00—0,50	217	20	9,2%
0,51—1,00	348	12	3,4%
1,01—1,50	144	3	2,1%
1,51—2,00	23	1	4,3%
> 2,00	3	0	0,0%

Aus weiter unten behandelten Versuchen, Tabelle 21 und 22, geht hervor, dass von den zu ergänzenden Untersuchungen übriggelassenen Sprosspilzstämmen Butterschädiger sind, ausser den Milchzucker vergärenden Pilzstämmen, noch die Pilzstämme II—10, IX—7, IV—23, XV—4, X—10, II—7 und XI—15; da aus Tabelle 15 zu ersehen ist, dass kein einziger dieser Stämme sich auf 12% NaCl enthaltendem Agar vermehrt, so lässt sich schliessen, dass es durch Zusetzen von $1^1/_2$—2% NaCl zur Butter möglich ist gegen die durch Sprosspilze verursachten Butterfehler erfolgreich zu kämpfen.

Zusammenfassend kann man auf Grund der mit Kochsalz ausgeführten Versuche folgern:

1) Ebenso wie auf Agar, hemmt Kochsalz das Wachstum der Sprosspilze auch in der Butter.

2) Den Kochsalzprozentsatz der Butter, der die Vermehrung der Sprosspilze hemmt, findet man nach den Agarversuchen, wenn man den das Wachstum der Sprosspilze auf Agar hemmenden Kochsalzprozentsatz durch 6 bis 8, oder im Mittel durch 7 teilt.

3) Wenn die Butter $1^1/_2$—2% Kochsalz enthält, so wird die Vermehrung vieler Sprosspilze, darunter auch der Milchzucker vergärenden Hefen, in der Butter gehemmt.

4) Wenn die Butter $2^1/_2$—$3^1/_2\%$ Kochsalz enthält, dann können sich in der Butter nur einzelne Sprosspilzgruppen vermehren, und auch die Vermehrung dieser Pilze ist stark eingeschränkt.

5) Durch starkes Salzen ($1^1/_2$—3% NaCl) der Butter ist es möglich, den durch Sprosspilze veranlassten Butterfehlern vorzubeugen.

Einfluss der Reaktion des Nähragars auf das Wachstum der Sprosspilze auf ihm. Zur Lösung der Frage, wie die Reaktion des Nähragars auf das Wachstum der aus Butter isolierten Sprosspilze wirkt, verglich ich das Wachstum der Sprosspilze auf Würzeagar mit den pH-Werten 3,50, 4,47, 6,65 und 7,01. Auf Agar züchtete ich die Sprosspilze ebenso wie bei dem früher beschriebenen Kochsalzversuch. Der Durchmesser der 10 Tage alten Sprosspilzkolonien in mm ist in der Tabelle 19 angeführt.

Die Tabelle zeigt, dass von 32 Pilzstämmen am besten wuchsen:

7	Pilzstämme	auf	Agar	mit	dem	pH-Wert	3,50
2	„	„	„	„	„	„	3,50—4,47
11	„	„	„	„	„	„	4,47
3	„	„	„	„	„	„	3,50—6,65
6	„	„	„	„	„	„	6,65
2	„	„	„	„	„	„	4,47—7,01
1	„	„	„	„	„	„	6,65—7,01.

Demnach wächst ein grösserer Teil der Buttersprosspilze auf Agar mit dem pH-Wert 4,47 etwas besser als auf Agar mit den pH-Werten 3,50 oder 6,65. Überhaupt waren die Unterschiede in der Grösse der Masse der auf Agarsorten mit den pH-Werten 3,50, 4,47 und 6,65 gewachsenen Pilzkolonien nicht besonders gross, nur auf Agar mit dem pH-Wert 7,01 bildete die Mehrzahl der Pilze merklich kleinere Kolonien als auf saureren Agarsorten.

TABELLE 19.

Einfluss des pH-Wertes des Agars auf das Wachstum der Sprosspilze auf ihm.

Stämme	Gattungen	Gruppen	pH-Wert des Agars und Durchmesser der Kolonien in mm			
			3,50	4,47	6,65	7,01
			mm	mm	mm	mm
VIII—4	*Mycotorula*	1	14	13—15	13—15	11—12
IV—2	„	1	16—20	15—16	13	12—13
II—10	„	2	8—10	10	7	5—6
II—21	„	2	9	10	8—9	8
XII—10	„	2	10	9—10	8	7—8
III—14	„	2	12	11—12	9	8—10
VI—7	„	2	8—9	8—9	8	7
VI—14	„	2	8—9	9—10	7—8	7—8
IV—3	„	2	7	6—7	6	5
IX—7	„	2	11	10	10	8
IV—19	„	3	10	12	10	7—8
IX—9	„	3	12—14	15	11—13	10
VI—8	*Torulopsis*	4	14	12—13	14	12
IV—8	„	4	11	11	11	9
VII—3	„	4	13—15	16	15—18	12
XVIII—2	„	4	9—10	9—10	7—8	8
XXI—2	„	4	10—11	11—12	10	10—11
VIII—8	„	5	13—15	13	8—9	7
III—12	„	5	13	13—14	14—15	12
V—15	„	6	8	7—8	8—9	7—8
XII—9	„	6	12	11—12	11—12	10—13
I—4	„	7	10	11	12	11
IV—23	„	7	7—8	11	13	11—12
II—14	*Pseudomonilia*	8	10—12	12	9	7
XV—4	„	8	6	6	7	7
II—22	„	9	8 9	9—10	8—9	7—8
VIII—14	„	9	8	10—11	9	7
II—1	*Saccharomyces*	10	8	8—9	8—9	8—9
XIII—2	„	11	12—13	13—14	10—11	10
X—10	*Sporobolomyces*	12	6	9	10—12	9—10
II—7	*Oospora*	13	22—25	26—31	25—31	22
XI—15	„	13	8	10	9—10	10

Auf den saureren Agarsorten wuchs besser die Mehrzahl der zur Gattung *Mycotorula* gehörigen Pilze, während die zur Gattung *Torulopsis* gehörigen Pilze grösstenteils am besten wuchsen auf Agar mit dem pH-Wert 6,65.

Der vorliegende Versuch bestätigt, dass zur Bestimmung der Keimzahl der Buttersprosspilze Würzeagar mit dem pH-Wert 3,5 sehr gut geeignet ist.

Die Versuchsresultate lassen vermuten, dass wahrscheinlich kein grosser Unterschied besteht zwischen der Vermehrung der Sprosspilze in Sauer- und

in Süssrahmbutter, denn der pH-Wert des Serums der Sauer- und der Süssrahmbutter schwankt normal ungefähr zwischen 4,4 und 6,7.

Einfluss der Temperatur auf das Wachstum der Sprosspilze. Zum Zweck der Klarstellung der Frage, wie die Temperatur auf das Wachstum der Sprosspilze wirkt,

TABELLE 20.

Einfluss der Temperatur auf das Wachstum der Sprosspilze auf Agar.

Stämme	Gattungen	Gruppen	Wachstumstemperatur und Durchmesser der Kolonien in mm						
			5—8°	9—11°	17—18°	23°	30°	37°	45°
			mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
VIII—4	*Mycotorula*	1	2—3	4	5—6	12	10	7—8	—
IV—2	„	1	1—2	3	5—6	10—12	12	10—11	—
II—10	„	2	3	4	6	8—9	6	?	—
II—21	„	2	1—2	3	5	9	2	?	—
XII—10	„	2	1	2	4	9—10	4	?	—
III—14	„	2	3	6	5—6	12	?	—	—
VI—7	„	2	3	4	6	9—10	6	?	—
VI—14	„	2	3—4	4	6	8—9	6	?	—
IV—3	„	2	3—4	4	6	7	6	?	—
IX—7	„	2	3—4	4	6	8—9	5	—	—
IV—19	„	3	2	6—7	6—7	13	10	3	—
IX—9	„	3	2	5	7	10—11	19	4—5	—
VI—8	*Torulopsis*	4	3	5	7	11—12	7	?	—
IV—8	„	4	3	5—6	8	11—12	2	—	—
VII—3	„	4	3	5—7	7	13	3	?	—
XVIII—2	„	4	3	5	7	10—12	5	?	—
XXI—2	„	4	3	6—7	7—8	13	?	—	—
VIII—8	„	5	2—4	4—5	7—8	10	—	—	—
III—12	„	5	2—3	3	5	16	13	11	—
V—15	„	6	1—2	3	4—5	11	6—7	—	—
XII—9	„	6	1—2	2	5	11	7—8	2—3	—
I—4	„	7	3—4	5	6—7	10—11	6—7	?	—
IV—23	„	7	3—4	5—6	7	13—15	9	2	—
II—14	*Pseudomonilia*	8	2	4—5	6	8	6	?	—
XV—4	„	8	1	2	4—5	7—8	7	6	—
II—22	„	9	2—3	4	6	10—11	4	—	—
VIII—14	„	9	2	3	4—5	10—11	4—5	—	—
II—1	*Saccharomyces*	10	1	4	5	10—11	8	4—5	—
XIII—2	„	11	2	5	6—8	13—14	17	19	18
X—10	*Sporobolomyces*	12	4—5	6	7	10	3—4	—	—
II—7	*Oospora*	13		7—8		21—24	23	—	—
XI—15	„	13	2—3	3—4	6—7	11	—	—	—

führte ich ebensolche Versuche aus, wie zur Klarstelluug des Einflusses des Kochsalzes und der Reaktion auf das Wachstum dieser Pilze. Ich verglich das Wachstum der Sprosspilze auf Würzeagar bei 7 verschiedenen Temperaturintervallen, und zwar 1) bei $+5^0 - +8^0$, 2) bei $+9^0 - +11^0$, 3) bei $+17^0 - +18^0$, 4) bei $+23^0$, 5) bei $+30^0$, 6) bei $+37^0$ und 7) bei $+45^0$ C.

Der Durchmesser der auf Agar gewachsenen Sprosspilzkolonien ist in der Tabelle 20 angegeben. Wie aus der Tabelle zu ersehen, liegt für 29 Pilzstämme die optimale Wachstumstemperatur zwischen 17° und 30° C, für 2 zwischen 23° und 37° C und für 1 (XIII—2) zwischen 30° und 45° C. Das Maximum der Wachstumstemperatur befindet sich für die Mehrzahl der Pilzstämme zwischen 30° und 37° C und für einen kleineren Teil derselben zwischen 37° und 45° C. Das Minimum der Wachstumstemperatur liegt für alle Stämme entweder zwischen $+5^0$ und $+8^0$ C oder darunter, denn bei einer solchen Temperatur vermehren sich noch alle Sprosspilzstämme, wiewohl ihre Vermehrung dann stark herabgesetzt ist.

Die Versuchsresultate lassen den Schluss zu, dass man durch Aufbewahrung der Butter bei $+5^0 - +8^0$ C die Vermehrung der in der Butter befindlichen Sprosspilze wohl stark hemmen, nicht aber vollständig sistieren kann. Dass die Hefen in der Butter selbst bei $0^0 - +4^0$ C sich vermehren können, geht aus der schon früher zitierten Arbeit von Demeter und Maier[2]) hervor.

Der Einfluss der einzelnen Sprosspilzstämme auf die Butter.

Reinmann[26]) isolierte aus Butter einen Sprosspilz, den er nicht näher beschrieben hat, ferner eine weisse und eine rosafarbige Hefe. Der nicht näher bestimmte Sprosspilz zersetzte Butterfett, indem er in 1 Monat den Säuregrad des Fettes von 3,1 auf 24,5 erhöhte und den Geruch der Butter in einen widerlichen veränderte. Die weisse Hefe veranlasste in der Butter keinerlei Veränderungen, während die rosa Hefe die Butter an der Oberfläche rot färbte. Orla-Jensen[19]) bereitete aus sterilisiertem und nachher mit Sprosspilzen infiziertem Rahm Butter; 3 Milchzucker vergärende Hefestämme, unter ihnen 2 *Saccharomyces*- und 1 *Torula*-Hefe, veranlassten in der Butter während 2 Monaten keinerlei Veränderungen, während 1 *Mycoderma*-Hefestamm der Oberflächenschicht der Butter in derselben Zeit einen schwachen Estergeruch verlieh. Butterfett wurde von keiner dieser Hefen zersetzt. Bei Rogers'[27]) Versuchen zersetzte

eine häufig in der Butter auftretende *Torula*-Hefenart Butterfett, indem sie den Säuregrad des Fettes erhöhte — in einem Falle im Laufe von 42 Tagen von 0,6 auf 9,3, und in einem anderen Falle im Laufe von 58 Tagen von 0,29 auf 14,13. Unter den von Orla-Jensen[20]) isolierten Hefen, besonders aus der 3. Hefengruppe, zersetzten einzelne Hefestämme das Butterfett. Dieses Vermögen der Hefen steigerte sich, wenn sie in der Butter zusammen mit Michsäurebakterien wuchsen. Als Beispiel werden 3 Hefestämme angeführt: von diesen zersetzte die Hefe A allein kein Fett, aber zusammen mit Milchsäure-Streptokokken erhöhte sie im Laufe eines Monats den Butterfett-Säuregrad von 1,7 auf 5,8; die Hefe B zersetzte Fett auch allein, und zwar erhöhte sie den Säuregrad von 1,7 auf 8,7 und zusammen mit den Milchsäure-Streptokokken auf 45,2; 1 roter *Torula*-Hefestamm zersetzte allein kein Fett, aber zusammen mit den Milchsäure-Streptokokken erhöhte er den Säuregrad des Fettes im Laufe 1 Monats von 1,6 auf 14,2. Nach Orla-Jensen[21]) können die Milchzucker vergärenden Hefen in der Butter die Entwicklung von Gasblasen veranlassen und der Butter einen hefigen Geschmack geben. Manche Hefenarten geben der Butter fischigen und tranigen Geschmack. Wenn fettzersetzende Hefen und Milchsäurestäbchen zusammen wachsen, wird die Butter käsesauer. Sandelin[28]) prüfte die Fettzersetzungsfähigkeit von 15 Hefestämmen bei Zimmertemperatur im Laufe von 2 Monaten in Süss- und Sauerrahm, und zwar bei den Hefen allein und zusammen mit *Streptococcus lactis*; es zeigte sich, dass der grössere Teil der Hefen Butterfett zersetzte; bei den Hefestämmen, einen ausgenommen, steigerte sich das Fettzersetzungsvermögen, wenn sie zusammen mit *Streptococcus lactis* wuchsen. Sandelin kommt bei seinen Versuchen zu dem Schluss, dass die geringe Haltbarkeit der Sauerrahmbutter im Vergleich mit der Süssrahmbutter zum Teil dadurch bedingt ist, dass die Hefen zusammen mit den Milchsäurebakterien die Butterbestandteile kräftiger zersetzen. Grimes[5]) untersuchte den Einfluss verschiedener Hefen auf die Haltbarkeit von im Kühlhause stehender Butter; diese Hefen äusserten auf Butter, die 6—7 Monate bei einer Temperatur von — 6° F aufbewahrt wurde, keinerlei Einfluss. Nach Weigmann[39]) können einige Hefen den Buttergeschmack ranzig, ölig und hefig machen, während andere Hefenarten in der Butter angenehme Aromastoffe erzeugen. Hunziker[8]) erwähnt, dass Hefen der Butter einen bitterlichen und hefigen Geschmack verleihen. Nach Sandelin[30]) können Hefen in Butter Gär- und Hefengeschmack hervorrufen. Virtanen[37]) untersuchte 1928 im Sommer einen in finnländischer Butter zahlreich aufgetretenen Fehler, der als Gärgeschmack bezeichnet wurde; er kam zu dem Schluss, dass dieser Fehler nicht durch Hefen hervorgerufen wird, sondern durch eine *Bct. punctatum*-Art. Virtanen schloss auf Grund seiner Untersuchungen, dass die Hefen gegenwärtig nicht berücksichtigenswerte Butterschädlinge seien. Koroleff[12]) fasst das Resultat seiner Untersuchungen in betreff der Butterhefen auf folgende Weise zusammen: „die verbreitete Meinung, dass die Hefen ein schädliches Element in der Butterflora sind, ist ein Missverständnis und muss vollständig abgelehnt werden". Alle von ihm untersuchten Hefen: Milchzucker vergärende Hefen, Bierhefe, die sog. „holländische" Hefe und selbst *Mycoderma casei* sollen ausnahmslos die Haltbarkeit der Butter verbessert haben. Palladina und Masjukewitsch[22]) stellten Versuche mit 4 Hefestämmen an und fanden, dass die Hefen doch nicht so, wie Koroleffes annimmt, die Haltbarkeit der Butter verbessern.

Wie die berücksichtigten Arbeiten erkennen lassen, gibt es in der Literatur gegenwärtig drei verschiedene Ansichten in betreff der in der Butter vorhandenen Hefen: 1) die Hefen sind Butterschädiger, 2) die Hefen sind in der Butter überhaupt von keinerlei Bedeutung und 3) die Hefen verbessern die Haltbarkeit der Butter und sind infolgedessen für die letztere erwünschte Mikroorganismen. Am anerkanntesten und am besten begründet ist von diesen Ansichten die erste.

Auch nach den bisher gewonnenen Resultaten der vorliegenden Arbeit leuchtet es ein, dass die Sprosspilze, von denen die überwiegende Mehrzahl Hefen sind, als Butterschädlinge betrachtet werden müssen; das ergibt sich aus den Beziehungen zwischen dem Sprosspilzgehalt einerseits und der Qualität der Butter, ihrer Haltbarkeit und einzelnen ihrer Fehler andererseits. Dasselbe lässt sich auch schliessen aus Versuchen, die zum Zweck einer Gruppierung der Sprosspilze unternommen wurden; diese Versuche zeigten, dass viele Sprosspilze Milchbestandteile zersetzen und den Geschmack der Milch unangenehm machen.

Zur gründlicheren Klarlegung der Frage, ob die Sprosspilze Butterschädiger sind oder nicht, führte ich eine Reihe von Versuchen aus, indem ich aus sterilisiertem und nach dem Sterilisieren mit Sprosspilzen infiziertem Rahm Butter herstellte und dann verfolgte, wie sich beim Aufbewahren der Geschmack und Geruch der infizierten Butterproben und der Säuregrad des Butterfettes änderte. Zu den Versuchen nahm ich die oben angegebenen ausgewählten Sprosspilzstämme. Ausgeführt wurden die Versuche in den Sommermonaten des Jahres 1929 in Kiel und in etwas abgeänderter Form im Herbst 1931 in Tartu. In Kiel war mein Versuchsverfahren folgendes: in sterile 1-Liter-Kolben füllte ich $^1/_2$ Liter Süssrahm, der 20—25% Fett enthielt; den Rahm sterilisierte ich im Autoklav 10 Minuten lang bei 115° C. Um den Rahm nicht zu lange in der hohen Temperatur zu lassen, öffnete ich den Autoklav möglichst gleich nach dem Fallen des Dampfdruckes und stellte die Kolben mit dem Rahm zum Abkühlen in fliessendes kaltes Wasser. Den so abgekühlten Rahm kühlte ich noch ca. 3 Stunden lang im Kühlschrank bei einer Temperatur von + 5° C. Mit jedem Sprosspilzstamm stellte ich parallel Süss- und Sauerrahmbutter her. Zu dem zur Herstellung von Sauerrahmbutter dienenden Rahm fügte ich nach dem Abkühlen hinzu 50 ccm Kieler Rahmsäuerungskultur

pro Kolben. Zum Infizieren des Rahmes mit Sprosspilzen gebrauchte ich ca. 1 Woche alte Sprosspilzkulturen auf Würzeschrägagar; den Pilzbelag spülte ich vom Agar mit sterilem Wasser in den Rahmkolben. Den infizierten Rahm liess ich ca. 18 Stunden lang in einem dunklen Raume bei 17°—25° C. Das Schlagen der Butter geschah am folgenden Tage. Vor dem Schlagen kühlte ich den Rahm ca. 1 Stunde lang bei + 5° C im Kühlschrank und bestimmte den Säuregrad des Rahmes nach Soxhlet-Henkel. Der Säuregrad des Süssrahms betrug 5,2°—7,5° S.-H. und derjenige des Sauerrahms 24,0°—34,0° S.-H., öfter 25,0°—28,0° S.-H. Das Buttern wurde in sterilen 2-Liter-„Rex"-Konservengläsern vorgenommen; letztere befestigte ich an der horizontalen Welle der umdrehbaren Laboratorium-Butterungsmaschine, wo auf einmal 2 Gläser untergebracht werden konnten. Das Buttern stellte ich ein nach dem Erscheinen von 1—2 mm grossen Butterklümpchen, was nach ungefähr 30 Minuten eintrat. Vor dem Absondern der Buttermilch kühlte ich die zu Klümpchen geschlagene Butter bei + 5° C im Kühlschrank. Die Buttermilch sonderte ich mit Hilfe des sterilen Aluminiumdurchschlags ab, auf den ich den ganzen Glasinhalt ausgoss. Vom Durchschlag brachte ich die Butterklümpchen in eine sterile Schale, wo ich sie zweimal mit sterilem Wasser wusch. Das Waschen und Pressen erfolgte mit einem sterilisierten Holzspatel. Das Absondern der Buttermilch, das Waschen und das Pressen der Butter nahm ich in einem kleinen, mit Formalin, Wasserdampf und Sublimat desinfizierten Glaskasten vor. Die Hände desinfizierte ich beim Waschen der Butter mit Alkohol. Die Butterproben hielt ich an einem dunklen Orte bei einer Temperatur von 18°—23° C. Die Butterproben schätzte ich nach ihrem Geschmack und Geruch am Tage der Butterung, dann am 10. und am 30. Tage. Am 10. und am 30. Tage bestimmte ich auch den Säuregrad des Butterfettes (die Anzahl ccm $\frac{n}{1}$ NaOH, die zum Neutralisieren von 100 g Butterfett erforderlich sind). Um subjektivem Einfluss bei der Schätzung möglichst vorzubeugen, zog ich immer zum Schätzen noch 1—2 andere Personen hinzu. Die Keimzahl der Sprosspilze bestimmte ich in der Versuchsbutter auf Würzeagar am 1., 10. und 30. Tage. Die mikrobiologische Kontrolle der Butterproben führte ich aus durch Anreicherungen in Würze, Dextrosebouillon und gewöhnlichem

peptonhaltigem Bouillon. Nur einzelne Butterproben waren mit Schimmelpilzen infiziert — diese Proben wurden vom Versuch ausgeschlossen. Bakterieninfektion kam in keinem Falle vor. In Tartu änderte ich die Versuchstechnik. Ich führte nähmlich in Tartu alle Operationen, beginnend mit dem Sterilisieren des Rahmes und endend mit der Butterung, in einem und demselben Gefäss durch, wozu Aluminiumgefässe von 2 Liter Inhalt dienten. Während des Butterns schloss ich die Gefässe mit einer dicken, sterilisierten Glasplatte; den Zwischenraum zwischen der Platte und dem Gefäss dichtete ich mit einem sterilisierten Gummiring ab (s. Tafel VI, Abb. 2). In Tartu infizierte ich den Rahm nur mit 1 Ösevoll Sprosspilzkultur. Die Butterproben hielt ich 2 Wochen lang bei einer Temperatur von 13°—17° C. Ihre Schätzung erfolgte am 1. und am 14. Tage. Die Resultate der in Kiel ausgeführten Versuche sind in Tabelle 21 und diejenigen der in Tartu ausgeführten in Tabelle 22 wiedergegeben. In die Tabellen sind nicht eingetragen die Schätzungsresultate des 1. Tages, da alle Butterproben am 1. Tage ausser Kochgeschmack keinen besonderen Nebengeschmack oder -geruch aufwiesen.

In betreff der in Kiel hergestellten Versuchsbutter (Tabelle 21) ist zu bemerken, dass einzelne der bei verhältnismässig hoher Temperatur längere Zeit aufbewahrten Butterproben, sei es aus rein chemischen Gründen oder unter dem Einfluss von Milchsäurebakterien, einen etwas ranzigen oder unreinen Geschmack und Geruch bekamen, denn ein schwach ranziger Geschmack und Geruch trat auch bei einer nicht mit Sprosspilzen infizierten Kontrollprobe auf. Wenn man noch den Umstand berücksichtigt, dass bei der Feststellung eines schwach ranzigen oder unreinen Geschmacks und Geruchs häufig Meinungsverschiedenheiten zwischen den einzelnen die Butter schätzenden Personen vorkamen, so ist es nicht möglich sicher zu sagen, dass bei diesen Versuchen der schwach ranzige oder unreine Geschmack und Geruch unbedingt durch die zum Infizieren der Butter benutzten Sprosspilze verursacht worden ist. Unter den Sprosspilzstämmen Schädiger und Nichtschädiger unterscheidend, bezeichne ich die Sprosspilzstämme, welche in der infizierten Butter die obengenannten Butterfehler nach sich zogen, im Sinne der Butterschädigung als zweifelhafte Stämme.

Unter Zugrundelegung der Resultate der in der Tabelle 21 aufgezählten Versuche sind von den 31 untersuchten Sprosspilzstäm-

TABELLE 21.

Einfluss der Sprosspilze auf den Geschmack und Geruch der Butter und auf den Säuregrad des Butterfettes (Zusammenfassung der in Kiel ausgeführten Versuche).

Stämme	Gattungen	Gruppen	Alter d. Proben in Tagen	Süssrahmbutter		Sauerrahmbutter	
				Geschmack- und Geruchschätzung	Säuregrad des Butterfettes	Geschmack- und Geruchschätzung	Säuregrad des Butterfettes
IV—2	*Mycoto-rula*	1	10	normal	1,0	normal	1,8
„	„	1	30	Geschmack unrein, Geruch etwas ranzig	2,3	etwas ranzig	2,0
VIII—4	„	1	10	normal	1,1	normal	1,5
„	„	1	30	desgl.	1,8	etwas ranzig	1,8
II—10	„	2	10	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	2,3	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	3,2
„	„	2	30	desgl.	3,4	**stark ranzig**	9,4
II—21	„	2	10	normal	1,5	normal	2,0
„	„	2	30	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	6,3	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	3,8
XII—10	„	2	10	normal	2,0	desgl.	3.0
„	„	2	30	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	6,5	desgl.	6,3
III—4	„	2	10	normal	2,3	normal	3,5
„	„	2	30	etwas ranzig	3,3	Geschmack normal, Geruch unrein	5,5
III—18	„	2	10	normal	1,3	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	1,3
„	„	2	30	desgl.	0,8	desgl.	1,0
VI—7	„	2	10	desgl.	2,5	normal	2,5
„	„	2	30	desgl.	3,0	desgl.	3,0
VI—14	„	2	10	nicht hergestellt		Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	3,6
„	„	2	30			desgl.	4,0
IV—3	„	2	10	normal	2,9	normal	3,1
„	„	2	30	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	2,8	Geschmack normal, Geruch et was ranzig	3,4
IX—7	„	2	10	Geschmack normal, Geruch etwas ranz g	4,3	etwas ranzig	4,5
„	„	2	30	Geschmack unrein. Geruch ranzig	4,9	**stark ranzig**	9,1
IX—9	„	3	10	normal	2,4	normal	2,0
„	„	3	30	verschimmelt		desgl.	1,5

Tabelle 21 (Fortsetzung).

Stämme	Gattungen	Gruppen	Alter d. Proben in Tagen	Süssrahmbutter		Sauerrahmbutter	
				Geschmack- und Geruchschätzung	Säuregrad des Butterfettes	Geschmack- und Geruchschätzung	Säuregrad des Butterfettes
VI—8	*Torulopsis*	4	10	normal	3,2	normal	3,8
„	„	4	30	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	4,0	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	3,7
IV—8	„	4	10	normal	1,6	normal	1,9
„	„	4	30	desgl.	1,8	desgl.	2,3
VII—3	„	4	10	desgl.	2,8	desgl.	4,3
„	„	4	30	Geschmack normal, Geruch etwas unrein	1,8	Geschmack normal, Geruch etwas unrein	2,1
XVIII—2	„	4	10	normal	1,3	normal	1,3
„	„	4	30	desgl.	1,8	desgl.	2,5
XXI—2	„	4	10	desgl.	1,3	desgl.	1,3
„	„	4	30	desgl.	1,5	desgl.	1,5
VIII—8	„	5	10	desgl.	1,5	desgl.	1,5
„	„	5	30	verschimmelt		etwas unrein	1,4
III—12	„	5	10	normal	1,7	normal	1,3
„	„	5	30	verschimmelt		desgl.	1,3
V—15	„	6	10	**starker Gärgeschmack und -geruch**	2,0	**starker Gärgeschmack und -geruch**	2,3
„	„	6	30	**desgl.**	1,3	**desgl.**	1,0
XII—9	„	6	10	**desgl.**	1,5	**desgl.**	1,5
„	„	6	30	**desgl.**	1,3	**desgl.**	1,5
I—4	„	7	10	etwas ranzig, Oberfläche rosa	3,3	etwas ranzig, Oberfläche rosa	2,0
„	„	7	30	desgl.	2,3	desgl.	2,5
IV—23	„	7	10	**widerlich, ganz unbrauchbar**	2,0	**widerlich, aber weniger als bei Süssrahmbutter, Oberfläche rosa**	1,8
„	„	7	30	**desgl.**	4,3	**desgl.**	4,8
XV—4	*Pseudomonilia*	8	10	normal	7,3	normal	4,0
„	„	8	30	**Geschmack widerlich, Geruch unrein, ganz unbrauchbar**	13,0	**Geschmack widerlich, Geruch unrein, ganz unbrauchbar**	17,3
II—22	„	9	10	normal	2,0	normal	2,2
„	„	9	30	verschimmelt		desgl.	3,0
VIII—14	„	9	10	normal	1,7	desgl.	2,0
„	„	9	30	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	4,0	etwas ranzig	3,3
II—1	*Saccharomyces*	10	10	**kräftiger Gärgeschmack und -geruch**	1,1	**kräftiger Gärgeschmack und -geruch**	1,0
„	„	10	30	**desgl.**	1,0	**desgl.**	1,2

Tabelle 21 (Fortsetzung).

Stämme	Gattungen	Gruppen	Alter d. Proben in Tagen	Süssrahmbutter		Sauerrahmbutter	
				Geschmack- und Geruchschätzung	Säuregrad des Butterfettes	Geschmack- und Geruchschätzung	Säuregrad des Butterfettes
XIII—2	*Saccharomyces*	11	10	**kräftiger Gärgeschmack und -geruch**	1,0	**kräftiger Gärgeschmack und -geruch**	1,3
„	„	11	30	**desgl.**	1,3	**desgl.**	1,3
X—10	*Sporobolomyces*	12	10	Geschmack normal, **Geruch widerlich**	1,8	Geschmack normal, **Geruch widerlich**, aber weniger als bei Süssrahmbutter	1,3
„	„	12	30	**ganz unbrauchbar, Oberfläche rosa**	8,5	**ganz unbrauchbar**, aber minder widerlich als bei Süssrahmbutter, **Oberfläche rosa**	2,5
II—7	*Oospora*	13	10	**widerlich, ganz unbrauchbar**	26,3	**widerlich, ganz unbrauchbar** (Geschmack aber nicht so schlecht, wie bei Süssrahmbutter)	10,0
„	„	13	30	**desgl.**	53,5	**desgl.**	17,0
XI—15	„	13	10	**Geschmack scharfsauer, widerlich, besonders an der Oberfläche**, Geruch normal	3,2	**ebenso wie bei Süssrahmbutter**, aber etwas schwächer	1,8
„	„	13	30	**Geschmack so wie bei 10-tägiger Butter**, Geruch etwas ranzig	4,7	**so wie bei Süssrahmbutter**, aber etwas schwächer	2,3
	Kontrolle						
	I		10	nicht hergestellt		normal	3,2
	„		30			desgl.	4,0
	II		10	normal	1,5	desgl.	1,9
	„		30	desgl.	1,8	etwas ranzig	4,0
	III		10	desgl.	1,7	normal	2,1
	„		30	desgl.	1,8	desgl.	1,8
	IV		10	desgl.	1,0	desgl.	1,3
	„		30	verschimmelt		verschimmelt	

men unter den gegebenen Bedingungen anzusehen:

1) 11 als unzweifelhafte Butterschädiger (nämlich II—10, IX—7, V—15, XII—9, IV—23, XV—4, II—1, XIII—2, X—10, II—7, XI—15), denn alle diese Pilzstämme verändern den Geschmack und Geruch der Butter in unerwünschter Weise, die Mehrzahl macht die Butter sogar vollständig ungeniessbar.

TABELLE 22.

Einfluss der Sprosspilze auf den Geschmack und Geruch der Butter und auf den Säuregrad des Butterfettes (Zusammenfassung der in Tartu ausgeführten Versuche).

Stämme	Gattungen	Gruppen	Alter der Proben in Tagen	Süssrahmbutter		Sauerrahmbutter	
				Geschmack- und Geruchschätzung	Säuregrad des Butterfettes	Geschmack- und Geruchschätzung	Säuregrad des Butterfettes
IV—2	*Mycotorula*	1	14	normal	0,8	normal	1,0
VIII—4	„	1	14	desgl.	1,0	desgl.	1,0
II—10	„	2	14	desgl.	1,4	desgl.	1,2
XII—10	„	2	14	desgl.	1,0	desgl.	1,0
III—14	„	2	14	desgl.	0,8	Geschmack normal, Geruch etwas ranzig	1,5
VI—7	„	2	14	desgl.	1,0	normal	1,0
VI—14	„	2	14	desgl.	1,2	desgl.	1,2
IV—3	„	2	14	desgl.	1,2	desgl.	1,2
IX—7	„	2	14	desgl.	0,8	desgl.	1,0
IX—9	„	3	14	desgl.	1,0	desgl.	1,2
VI—8	*Torulopsis*	4	14	desgl.	0,8	desgl.	1,0
IV—8	„	4	14	desgl.	1,0	desgl.	0,8
VII—3	„	4	14	desgl.	0,8	desgl.	0,8
XVIII—2	„	4	14	desgl.	1,2	desgl.	1,0
XXI—2	„	4	14	desgl.	1,0	desgl.	1,0
V—15	„	6	14	**kräftiger Gärgeschmack u. -geruch**	2,0	**kräftiger Gärgeschmack u. -geruch**	2,8
XII—9	„	6	14	**desgl.**	0,8	**desgl.**	1,0
I—4	„	7	14	unreiner Geruch und Geschmack	1,0	unreiner Geruch und Geschmack	1,0
IV—23	„	7	14	**schlechter Geruch und Geschmack**	2,0	**schlechter Geruch und Geschmack**	1,0
II—14	*Pseudomonilia*	8	14	normal	1,0	normal	1,0
XV—4	„	8	14	desgl.	1,2	**ranzig**	3,6
II—22	„	9	14	desgl.	1,0	normal	1,0
VIII—14	„	9	14	desgl.	0,8	desgl.	1,0
II—1	*Saccharomyces*	10	14	**kräftiger Gärgeschmack u. -geruch**	1,2	**kräftiger Gärgeschmack u. -geruch**	1,2
XIII—2	„	11	14	**desgl.**	1,0	**desgl.**	1,0
X—10	*Sporobolomyces*	12	14	normal	0,8	normal	1,0
II—7	*Oospora*	13	14	**widerlich, ganz unbrauchbar**	20,0	**widerlich, ganz unbrauchbar**	4,6
XI—15	„	13	14	**ranziger Geruch, die Oberflächenschicht widerlich, scharf sauer,** im Innern der Geschmack normal	1,8	**so wie bei Süssrahmbutter**	1,2

2) 13 Pilzstämme (IV—2, VIII—4, II—21, XII—10, III—14, III—18, VI—14, IV—3, VI—8, VII—3, VIII—8, I—4, VIII—14) als im Sinne der Butterschädigung zweifelhafte Stämme.

3) 7 Pilzstämme (VI—7, IX—9, IV—8, XVIII—2, XXI—2, III—12, II—22) als die Butter nicht schädigende Stämme, denn sie veranlassen keine bemerkenswerten Veränderungen des Geschmacks und Geruchs der Butter.

Welcher Gattung und welcher Gruppe die die Butter schädigenden, die zweifelhaften und die nicht schädigenden Stämme nach Tabelle 21 angehören, das zeigt zusammenfassend die

TABELLE 23.

Die Sprosspilzstämme, danach angeordnet, ob sie die Butter schädigen, zweifelhaft sind oder sie nicht schädigen. (Zusammenfassung nach Tabelle 21.)

Sprosspilze		Den Versuchen unterzogene Stämme insgesamt	Butterschädigende Stämme	Zweifelhafte Stämme	Nicht schädigende Stämme
Gattungen	Gruppen				
Mycotorula	1	2	—	2	—
„	2	9	2	6	1
„	3	1	—	—	1
Torulopsis	4	5	—	2	3
„	5	2	—	1	1
„	6	2	2	—	—
„	7	2	1	1	—
Pseudomonilia	8	1	1	—	—
„	9	2	—	1	1
Saccharomyces	10	1	1	—	—
„	11	1	1	—	—
Sporobolomyces	12	1	1	—	—
Oospora	13	2	2	—	—

Tabelle 23. Wir sehen hier, dass Butterschädiger in jeder der in der Butter gefundenen Sprosspilzgattungen vorkommen. Dass in den Gruppen 2, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13 Butterschädiger enthalten sind, haben schon die Vorversuche als sehr wahrscheinlich erwiesen (Zusammenfassung in Tabelle 12), denn viele Stämme der zur 2. Gruppe gehörigen Pilze zersetzen in Vollmilchfederstrichkultur kräftig Milchfett; die zur 6. Gruppe gehörigen Pilzstämme vergären ausnahmslos

Milchzucker; die der 7. Gruppe angehörigen Pilzstämme zersetzen ausnahmslos Kasein und machen den Geschmack der Milch seifenartig widerlich; von den Pilzstämmen der 8. Gruppe zersetzen einige kräftig Milchfett; die Stämme der 10. und 11. Gruppe vergären ausnahmslos Milchzucker; die Stämme der 12. Gruppe zersetzen Milchfett und Kasein; die Stämme der 13. Gruppe zersetzen sehr kräftig Milchfett und Kasein. Auf Grund der Versuche könnte man vermuten, dass auch die der 9. Gruppe angehörigen Sprosspilze Butterschädiger sind, denn einige der hierher gehörigen Pilzstämme zersetzen in Vollmilchfederstrichkultur verhältnismässig kräftig Milchfett (auch die zum Versuch verwendeten Pilzstämme II—22 und VIII—14, siehe Tabelle 12), und im Laufe längerer Zeit in Magermilch Kasein; beim Versuch mit Butter liess aber der eine dieser Gruppe angehörige Hefestamm den Geschmack und Geruch der Butter unverändert, während der Geruch der mit dem anderen Stamm infizierten Butter etwas ranzig wurde. Auf Grund der Vorversuche kann man auch vermuten, dass die in die 3., 4. und 5. Gruppe gehörenden Sprosspilze keine Butterschädiger sind, denn diese Pilze lassen beim Vorversuch alle Milchbestandteile und auch den Geschmack der Milch unverändert. Der Versuch mit Butter bestätigt dieses Verhalten fast in vollem Masse, denn die Mehrzahl dieser Pilze lässt den Säuregrad des Butterfettes sowie den Geschmack und Geruch der Butter unverändert, während nur einzelne Pilzstämme zu den zweifelhaften Pilzen gehören.

Die Schädigung der Butter durch die Sprosspilze scheint zu erfolgen hauptsächlich entweder infolge Zersetzung des Butterfettes oder infolge Vergärung des Milchzuckers, denn die zur *Mycotorula*-Gattung gehörigen Butterschädiger, die Pilzstämme II—10 und IX—7, erhöhen den Säuregrad des Butterfettes — ersterer bis 9,4 und letzterer bis 9,1, der Stamm der *Pseudomonilia*-Gattung XV—4 erhöht den Säuregrad des Butterfettes bis 17,3, der Pilzstamm der *Sporobolomyces*-Gattung X—10 bis 8,5 und der Stamm der *Oospora*-Gattung II—6 bis 53,5. Zu bemerken ist hierbei, dass bei weitem nicht alle in der Vollmilchfederstrichkultur Milchfett zersetzenden Pilzstämme den Säuregrad des Fettes in der Butter erhöhen, noch den Geschmack und Geruch der Butter merklich verändern. Das Obige ergibt sich aus einem Vergleich der Tabellen 12 und 21.

Die Milchzucker vergärenden Hefestämme (V—15, XII—9, II—1, XIII—2) verursachen alle ausnahmslos in der Versuchsbutter einen kräftigen Gärgeruch und -geschmack.

Unklar ist, welche Zersetzungsprozesse in der Butter die butterschädigenden Pilzstämme IV—23 und XI—15 verursacht haben; in betreff des letzteren kann man wohl vermuten, dass die Schädigung durch Fettzersetzung bedingt ist, denn dieser Pilzstamm zersetzt in Vollmilchfederstrichkultur kräftig Milchfett.

Beim Vergleich der Schädigung von Süss- und Sauerrahmbutter zeigt sich, dass manche Pilzstämme mehr die Süssrahmbutter, andere mehr die Sauerrahmbutter schädigen. Von den fettzersetzenden Pilzstämmen zersetzen die zu den Gattungen *Mycotorula* und *Pseudomonilia* gehörigen Sprosspilze (II—10, IX—7, XV—4) kräftiger das Fett der Sauerrahmbutter (was der Säuregrad des Butterfettes erweist), während die den Gattungen *Sporobolomyces* und *Oospora* angehörigen Pilzstämme (X—10, II—7) kräftiger das Fett der Süssrahmbutter zersetzen. Dass der Pilzstamm II—7 das Fett der Süssrahmbutter viel kräftiger als dasjenige der Sauerrahmbutter zersetzt, das beweist auch der in Tartu ausgeführte Versuch (Tabelle 22), während X—10 beim letzteren Versuch infolge geringer Vermehrung die Butter überhaupt nicht schädigte. Folglich trifft die Ansicht Orla-Jensens[20]) und Sandelins[28]), dass Hefepilze mit Milchsäurebakterien in Symbiose wachsend das Butterfett kräftiger zersetzen, als allein wachsend, für die hefenartigen Sprosspilze nicht immer zu.

Auch die rosa Hefe IV—23 und *Oospora* XI—15 schädigen Süssrahmbutter schneller und kräftiger als Sauerrahmbutter. Dagegen schädigen die Sauerrahmbutter kräftiger und schneller als die Süssrahmbutter alle Milchzucker vergärenden Hefestämme (V—15, XII—9, II—1, XIII—2).

Wenn man die Resultate der in Kiel ausgeführten Versuche (Tabelle 21) mit den in Tartu bei geringerer Wärme und kürzerer Dauer durchgeführten Versuchen (Tabelle 22) vergleicht, so sieht man, dass die der *Mycotorula*-Gattung angehörigen Sprosspilzstämme II—10 und IX—7 unter den im letzteren Versuch vorliegenden Bedingungen die Butter nicht merklich schädigen. Unter diesen Bedingungen schädigt der Pilzstamm X—10 der *Sporobolomyces*-Gattung, dessen Keime in der Versuchs-

butter allerdings sehr selten waren, die Butter ebenfalls nicht. Butter schädigen sowohl unter den in Kiel als unter den in Tartu durchgeführten Versuchsbedingungen die Pilzstämme IV—23, XV—4, II—7, XI—15, V—15, XII—9, II—1 und XIII—2 (letztere 4 sind Milchzucker vergärende Hefestämme), also im ganzen 8 Sprosspilzstämme. Die Sprosspilze, die sich bei diesen Versuchen als Butterschädiger erwiesen haben, sind in der Praxis unzweifelhaft zu fürchten, denn die bei den Versuchen vorhanden gewesenen Lagerungsbedingungen der Butter sind in der Praxis im Sommer recht häufig nicht zu vermeiden.

Als die am meisten zu fürchtenden Butterschädiger sind unter den den Versuchen unterworfenen Sprosspilzen die zur *Oospora*-Gattung gehörigen Pilzstämme II—7 und XI—15 zu betrachten, denn diese beiden machen die Butter sehr schnell ungeniessbar; aber derartige Pilze finden sich in der Butter verhältnismässig selten. Im Sinne der Häufigkeit des Auftretens sind unter den Sprosspilzen bedeutsamere Butterschädiger die Milchzucker vergärenden Hefen (im vorliegenden Versuch die Pilzstämme V—15, XII—9, II—1 und XIII—2), weil diese Pilze verhältnismässig häufig in der Butter vorkommen. Dass Milchzucker vergärende Hefen in der Praxis häufig Butterfehler verursachen, bezeugen auch die oben in Tabelle 11 gebrachten Angaben; diese zeigen bei einer Zunahme der Sprosspilzkeime ein häufigeres Vorkommen des Gärgeschmacks in der Butter.

Da die in der Butter am häufigsten vorkommenden Sprosspilze aus den Pilzgruppen 1, 2, 4, 5 keine nennenswerten Butterschädiger sind, so ist es verständlich, warum auch viele Butterproben mit hohem Gehalt an Sprosspilzkeimen gut haltbar sind.

Den Wert oder die Haltbarkeit der Butter erhöhende Eigenschaften, wie Koroleff[12]) solche glaubt annehmen zu dürfen, habe ich bei meinen Versuchen an keinem der Sprosspilzstämme feststellen können.

Der Sprosspilzkeimgehalt der Versuchsbutter und seine Veränderungen bei der Aufbewahrung der Butter.

Den Sprosspilzkeimgehalt der Versuchsbutter bestimmte ich zu dem Zweck, um den Infektionsgrad der Butterproben zu kontrollieren und die Veränderungen des Sprosspilzkeimgehalts bei der Aufbewahrung von Süss- und Sauerrahmbutter zu vergleichen.

Bei den in Kiel ausgeführten Versuchen infizierte ich den zur Butterbereitung verwendeten Rahm so stark mit Sprosspilzen, dass die frischen Butterproben 85.000—9.950.000, die Mehrzahl der Proben >500.000 Sprosspilzkeime pro Gramm Butter enthielten. In vielen Butterproben nahm, wahrscheinlich infolge des hohen Gehalts an Keimen, die Sprosspilzkeimzahl bei der Aufbewahrung überhaupt nicht zu, sondern zeigte oft sogar eine kleine Abnahme. Zieht man diesen Umstand in Betracht, so ist es nicht möglich, auf Grund der in Kiel ausgeführten Versuche die Vermehrung der Sprosspilze in Süss- und Sauerrahmbutter zu vergleichen. Um die Vermehrung der Sprosspilze in Süss- und Sauerrahmbutter vergleichen zu können, infizierte ich bei den in Tartu ausgeführten Versuchen den zur Butterbereitung bestimmten Rahm bedeutend schwächer als in Kiel; in Kiel nämlich fügte ich, wie früher erwähnt, dem $^1/_2$ Liter Rahm den ganzen Agarbelag von einer 1 Woche alten Schrägagarkultur zu, während ich in Tartu in $^3/_4$ Liter Rahm 1 Ösevoll des Agarkulturbelages hineintat. Der Sprosspilzkeimgehalt der in Tartu angefertigten Versuchsbutter — in frischem Zustande und am 14. Tage, bei einzelnen Proben auch am 4. Tage — ist in der Tabelle 24 angegeben.

Wenn man den in der Tabelle 24 sich findenden Sprosspilzkeimgehalt der Süss- und der Sauerrahmbutter vergleicht, so muss man im Auge behalten, dass die Keimzahlen dieser Buttersorten untereinander nicht gut vergleichbar sind, denn bei der Bestimmung des Keimgehalts nach der Plattenmethode erhält man nicht absolute, sondern relative Zahlen. Im fettfreien Teil der Sauerrahmbutter ist das Kasein flockig ausgefällt; es ist daher wahrscheinlich, dass die Sprosspilzkeime in der Sauerrahmbutter beim Guss der Platten in grösseren Häuf-

TABELLE 24.

Sprosspilzkeimgehalt der Versuchsbutter beim Versuchsbeginn und nach der Aufbewahrung der Butter.

Stämme	Gattungen	Gruppen	Sprosspilzkeimgehalt pro Gramm						Zunahme der Sprosspilzkeime in % %	
			in Süssrahmbutter			in Sauerrahmbutter				
			bei Beginn	am 4. Tage	am 14. Tage	bei Beginn	am 4. Tage	am 14. Tage	in Süssrahmbutter	in Sauerrahmbutter
IV—2	*Mycotorula*	1	170.000	nicht bestimmt	6.800.000	32.000	nicht bestimmt	7.200.000	3.900	22.400
VIII—4	„	1	323.000	„ „	31.100.000	90.000	„ „	72.200.000	9.530	80.120
II—10	„	2	146.000	„ „	9.900.000	21.000	„ „	3.600.000	6.680	17.040
XII—10	„	2	36.000	„ „	1.905.000	4.000	„ „	362.000	5.190	8.950
III—14	„	2	69.000	„ „	8.000.000	39.000	„ „	730.000	11.490	1.770
VI—7	„	2	77.000	„ „	9.400.000	17.100	„ „	4.100.000	12.110	23.880
VI—14	„	2	43.000	3.020.000	5.600.000	98.000	2.160.000	1.310.000	12.920	2.100*)
IV—3	„	2	20.000	nicht bestimmt	8.900.000	8.400	nicht bestimmt	2.260.000	44.400	26.800
IX—7	„	2	63.000	„ „	6.900.000	33.000	„ „	1.180.000	10.850	3.480
IX—9	„	3	65.000	„ „	2.300.000	17.600	„ „	2.900.000	3.440	16.380
VI—8	*Torulopsis*	4	<100	„ „	6.000.000	10.200	„ „	1.500.000	>5.999.900	14.610
IV—8	„	4	700	„ „	7.200.000	4.400	„ „	2.200.000	1.028.470	49.900
VII—3	„	4	51.000	„ „	2.910.000	9.700	„ „	880.000	5.610	8.970
XVIII—2	„	4	58.000	2.800.000	11.000.000	29.000	3.500.000	12.800.000	18.870	44.040
XXI—2	„	4	2.100	nicht bestimmt	7.800.000	1.400	nicht bestimmt	1.810.000	371.330	129.190
V—15	„	6	58.000	„ „	4.400.000	27.200	„ „	2.100.000	7.490	7.620
XII—9	„	6	44.000	„ „	6.200.000	10.300	„ „	2.300.000	13.990	22.230
I—4	„	7	12.000	„ „	4.300.000	< 100	„ „	208.000	35.730	>207.900
IV—23	„	7	227.000	4.340.000	7.300.000	24.000	4.650.000	8.300.000	3.120	34.480
II—4	*Pseudomonilia*	8	240.000	nicht bestimmt	5.400.000	18.600	nicht bestimmt	4.200.000	2.150	22.480
XV—4	„	8	64.000	„ „	4.100.000	347.000	„ „	9.400.000	6.310	2.610
II—22	„	9	99.000	„ „	620.000	9.600	„ „	970.000	530	10.000
VIII—14	„	9	<100	„ „	198.000	400	„ „	165.000	>197.000	41.150
II—1	*Saccharomyces*	10	181.000	7.000.000	6.000.000	42.000	3.800.000	3.200.000	3.210	7.520
XIII—2	„	11	36.000	2.700.000	3.500.000	29.000	3.400.000	4.300.000	9.620	14.730
X—10	*Sporobolomyces*	12	<100	<100	36.000	< 100	<100	23.000	>35.900	>22.900
II—7	*Oospora*	13	71.000	170.000	6.000	31.000	180.000	320.000	140*)	930
XI—5	„	13	400	nicht bestimmt	420.000	< 100	nicht bestimmt	3.100.000	104.900	>3 099.900

*) Da am 14. Tage der Keimgehalt der Sprosspilze niedriger als am 4. Tage war, ist die Zunahme des Keimgehalts nach dem Keimgehalt der 4-tägigen Butter berechnet worden.

chen auch nach dem Schütteln der Butterprobe an den Kaseinflocken haften bleiben, während die in Süssrahmbutter sich vorfindenden Verbände von Pilzkeimen beim Schütteln sich in kleinere Häufchen zerteilen. Beim Mikroskopieren sowohl der Süss- als auch der Sauerrahmbutter nach dem Schütteln in geschmolzenem Zustande war ein Unterschied in der Grösse der Häufchen der Pilzkeime allerdings nicht zu bemerken. Dass die in der Sauerrahmbutter befindlichen Verbände von Pilzkeimen beim Schütteln sich doch nicht so gründlich zerteilen, wie die in der Süssrahmbutter sich findenden Pilzkeimverbände, darauf weist der Umstand hin, dass die ungefähr gleich stark mit Sprosspilzen infizierte frische Sauerrahmbutter in der Mehrzahl der Fälle auf Agar weniger Sprosspilzkeime als die Süssrahmbutter zeigt; dies ergibt sich beim Vergleich der entsprechenden Zahlen der Tabelle 24. Obgleich der Keimgehalt der Sprosspilze in Süss- und Sauerrahmbutter direkt nicht gut vergleichbar ist, kann man doch eine gewisse vergleichende Übersicht über die Zunahme der Sprosspilzkeime gewinnen, wenn man diese Zunahme in Prozenten des anfänglichen Keimgehalts ausdrückt. Die Zunahme der Keime in Prozenten des Keimgehalts der frischen Butter ist ebenfalls in Tabelle 24 aufgeführt. Diese Zahlen zeigen, dass bei 18 Sprosspilzstämmen die prozentuale Zunahme der Keimzahl in der Sauerrahmbutter grösser als in der Süssrahmbutter und bei 10 Stämmen in der Süssrahmbutter grösser als in der Sauerrahmbutter war. Absolut genommen war aber die Zunahme der Keime bei den 10 Sprosspilzstämmen grösser in der Sauerrahmbutter und bei den 18 Stämmen grösser in der Süssrahmbutter. Aus diesen Vergleichen lässt sich schliessen, dass die Sprosspilze der Butter sich in Süss- und Sauerrahmbutter durchschnittlich in gleicher Weise vermehren. Diesen Schluss bestätigen die in Tabelle 19 zusammengefassten Versuche, die zeigten, dass der grössere Teil der im vorliegenden Versuch nachgeprüften Sprosspilzstämme ebenso gut auf Agar mit dem pH-Wert 6,65 wie auf solchem mit dem pH-Wert 4,47 wuchs, welche pH-Werte ungefähr dem pH-Werte des fettfreien Teiles der Sauer- und der Süssrahmbutter entsprechen; denn den einzelnen Bestimmungen zufolge betrug der pH-Wert des fettfreien Teiles der frischen Versuchsbutter bei der Sauerrahmbutter 4,74—4,92 und bei der Süssrahmbutter 6,29—6,60.

Diskussion.

In der vorliegenden Arbeit sind 356 Sauerrahmbutterproben auf ihren Sprosspilzkeimgehalt untersucht worden. Von diesen Butterproben stammten 73 aus Molkereien Schleswig-Holsteins und 283 aus Molkereien Estlands. Das Alter von 265 Butterproben betrug 1—7 Tage, während 18 Proben 10—15 Tage alt waren. Der Gehalt an Sprosspilzkeimen war je nach den Butterproben sehr schwankend: so enthielt die schleswig-holsteinische Butter pro Gramm $<$ 1000—11.300.000 Sprosspilzkeime und die estnische Butter 0—4.650.000 Sprosspilzkeime. Der Gehalt der Butter an Sprosspilzkeimen hing in hohem Grade von der Temperatur der Aussenluft ab; so enthielt die in der warmen Jahreszeit hergestellte Butter merklich mehr Sprosspilzkeime, als die in der kalten Jahreszeit hergestellte. Durchschnittlich enthielt die Butter aus Molkereien, die gewöhnlich hochwertige Butter herstellen, weniger Sprosspilze, als die Butter aus Molkereien, wo häufig Butter schlechterer Qualität hergestellt wird.

Die Vermehrung der Sprosspilze in den Butterproben, die 2 Wochen lang in einem Raum mit einer Temperatur von $+9^0$—$+14^0$ C gehalten wurden, hing in hohem Grade von dem anfänglichen Gehalt der Butterproben an Sprosspilzkeimen ab; so war die Zunahme der Sprosspilzkeime, in Prozenten des anfänglichen Keimgehalts berechnet, bei den Butterproben im Mittel um so geringer, je mehr die Proben beim Beginn der Lagerung Sprosspilzkeime enthalten hatten.

Zwischen dem Gehalt der einige Tage alten Butter an Sprosspilzkeimen und der Butterqualität konnte man eine gewisse Beziehung konstatieren, denn Butterproben mit geringem Gehalt an Sprosspilzen schätzte man durchschnittlich höher, als solche mit höherem Gehalt an Sprosspilzen. Eine ebensolche Beziehung konnte man konstatieren auch zwischen der Haltbarkeit der Butter und dem Gehalt an Sprosspilzen; Butterproben mit hohem Gehalt an Sprosspilzen waren nämlich während des 2wöchigen Haltbarkeitsversuchs bei $+9^0$—$+14^0$ C weniger haltbar, als solche mit niedrigem Sprosspilzgehalt. Hinsichtlich der Beziehung zwischen den Butterfehlern und dem Gehalt an Sprosspilzkeimen zeigte es sich, dass eine Beziehung zwischen Gär- und gärsaurem Geschmack und Geruch und dem Sprosspilz-

keimgehalt besteht, denn bei Butterproben mit geringem Sprosspilzgehalt kamen bei den Haltbarkeitsversuchen derartige Butterfehler überhaupt nicht vor, während von den Butterproben mit mehr als 1.000.000 Sprosspilzkeimen pro Gramm 45,5 % solche Fehler aufwiesen.

Um eine Übersicht zu gewinnen über die Pilzgattungen, zu denen die in der Butter vorkommenden Sprosspilze gehören, isolierte ich aus 35 Butterproben, die aus 17 Molkereien Schleswig-Holsteins stammten, 247 Sprosspilzstämme und aus 9 von 9 Molkereien Estlands stammenden Butterproben 36 Sprosspilzstämme; zusammen isolierte ich demnach 283 Sprosspilzstämme. Die isolierten Sprosspilze gehörten zu folgenden Pilzgattungen: 1) *Mycotorula* Will, 2) *Torulopsis* (Berlese) Janke, 3) *Pseudomonilia* Geiger, 4) *Saccharomyces* Meyen, 5) *Sporobolomyces* Kluyver und van Niel und 6) *Oospora* Wallr. Nach ihren morphologischen und physiologischen Merkmalen teilte ich die Pilze in 13 Gruppen ein; von diesen Pilzgruppen kamen 11 sowohl in der Butter Schleswig-Holsteins als auch in derjenigen Estlands vor. In der Butter traten am häufigsten auf *Torulopsis*-Hefen mit kugelförmigen bezw. elliptischen Zellen (die Gruppen 4 und 5) und 2 *Mycotorula*-Hefengruppen (die Gruppen 1 und 2); diese häufiger auftretenden Sprosspilzgruppen stimmen nach ihrer morphologischen Beschreibung überein mit den von Orla-Jensen[20]) und anderen früher aus Butter isolierten Hefengruppen. Einige seltener in der Butter vorkommende Sprosspilzgruppen werden erstmalig hier beschrieben (aus der *Pseudomonilia*-Gattung Gruppe 8 und 9, aus der *Saccharomyces*-Gattung Gruppe 11 und aus der *Sporobolomyces*-Gattung Gruppe 12).

Unter den aus Butter isolierten Sprosspilzstämmen wählte ich 33 Stämme zu ergänzenden physiologischen Untersuchungen aus und zur Klärung der Frage, ob die Sprosspilze Butterschädiger sind oder nicht. Schon bei den Vorversuchen zeigte es sich, dass viele Pilzstämme Milchbestandteile, wie Fett, Kasein und Milchzucker, zersetzen und somit wahrscheinlich Butterschädiger sind. Von den physiologischen Eigenschaften der Sprosspilze untersuchte ich ergänzend: 1) das Gärvermögen der Pilze in Zuckerlösungen, 2) den Einfluss der Pilze auf den Säuregrad der Milch, 3) den Einfluss der Konzentration des Kochsalzes auf das Wachstum der Sprosspilze, 4) den Einfluss der Reaktion

des Nährsubstrats auf das Wachstum der Sprosspilze und 5) den Einfluss der Temperatur auf das Wachstum der Sprosspilze. Als Resultat der Gärversuche ist anzuführen, dass es unter den ausgewählten Stämmen keine Maltose vergärenden Pilze gab; daraus wäre zu entnehmen, dass die in der Gärungsindustrie auftretenden Hefen, besonders die Kulturhefen, sich in der Butter nicht zahlreich finden. Manche Disaccharide vergärende Pilzstämme vergärten nicht beide Komponenten derselben, so z. B. vergärte der Pilzstamm IV—13 Lactose und Galactose, aber nicht Dextrose. Derartige Fälle sind bisher nur selten beobachtet worden. In Magermilch übten von 32 Pilzstämmen 7 im Laufe von 30 Tagen keinen bemerkenswerten Einfluss auf die Reaktion und die Farbe der Milch aus; 15 Pilzstämme erniedrigten deutlich den Säuregrad der Milch, manche von ihnen machten die Reaktion der Milch gegen Phenolphthalein alkalisch, die Mehrzahl dieser Stämme zersetzte Kasein; 9 Pilzstämme erhöhten den Säuregrad der Milch (zu den letzteren gehörten alle Milchzucker vergärenden Hefen). Dem Nähragar zugesetztes Kochsalz hemmte kräftig das Wachstum der Pilze auf Agar. Bei 12% NaCl-Gehalt des Agars entwickelten sich von 32 Pilzstämmen nur 15; auch ihr Wachstum war dabei stark gehemmt. Auf 20% NaCl enthaltendem Agar entwickelten sich nur 5 Pilzstämme, und auch diese nur schwächlich. Am besten ertrugen die hohe NaCl-Konzentration die kugelförmigen *Torulopsis*-Hefen (Gruppe 4). Auch in der Butter hemmte NaCl das Wachstum der Sprosspilze, ebenso wie auf Agar; dabei war für die Butter nicht mit dem NaCl-Gehalt der ganzen Butter, sondern mit dem NaCl-Gehalt der Butterlake, der 6—8 mal höher ist als ersterer, zu rechnen. Durch Zusetzen von $1^1/_2$—3% NaCl zur Butter ist es möglich, die Vermehrung der Sprosspilze in der Butter zu hemmen und den durch diese Pilze veranlassten Butterfehlern vorzubeugen. Veränderungen der Reaktion des Nähragars in den Grenzen des pH-Wertes 3,50—6,65 äusserten auf das Wachstum der Sprosspilze keinen grösseren Einfluss, aber auf Agar mit dem pH-Wert 7,01 entwickelten sich fast alle Sprosspilze etwas langsamer. Es lässt sich hieraus folgern, dass Agar mit dem pH-Wert 3,5 zur Bestimmung des Sprosspilzkeimgehalts der Butter gut geeignet ist und dass wahrscheinlich kein grosser Unterschied zwischen der Vermehrung der Sprosspilze in der Süss- und in der Sauerrahmbutter besteht. Die Temperaturversuche ergaben, dass bei dem

grösseren Teil der Sprosspilze der Butter das Optimum für ihr Wachstum in den Grenzen 17°—30° C, das Maximum zwischen 30° und 37° C und das Minimum zwischen +8° und +5° C, oder darunter liegt.

Zur Lösung der Frage, ob Sprosspilze Butterschädiger sind oder nicht, stellte ich aus sterilisiertem und dann mit Sprosspilzen infiziertem Rahm Butter her. Es zeigte sich, dass ein Teil der Sprosspilze (11 Stämme) Butter schädigt bei einer bis zu 1 Monat dauernden Lagerung bei 18°—23° C (bei 13°—17° C und 2wöchiger Lagerung schädigten merklich die Butter von den angegebenen Pilzstämmen noch 8 Stämme). In betreff eines anderen Teiles der Sprosspilze (13 Stämme) war es nicht möglich in dieser Hinsicht ein sicheres Urteil zu fällen, während ein dritter Teil (7 Stämme) aus Sprosspilzen bestand, die unter den gewährten Versuchsbedingungen an der Butterschädigung unbeteiligt waren. Kein einziger der nachgeprüften Sprosspilzstämme verbesserte den Wert der Butter in frischem Zustande, noch verlängerte er die Haltbarkeit der Butter. Butterschädiger fanden sich in jeder der in der Butter gefundenen Pilzgattungen. Die schlimmsten Butterschädiger waren die zur Gattung *Oospora* Wallr. gehörigen, in der 13. Gruppe beschriebenen Pilzstämme, aber derartige Sprosspilze fanden sich in der Butter verhältnismässig selten. Da alle Milchzucker vergärenden Hefestämme der Butter Gärgeschmack und -geruch verliehen und sich damit als Butterschädiger erwiesen, so sind, wenn man das häufige Auftreten dieser Pilze in der Butter in Betracht zieht, die Milchzucker vergärenden Hefen unter den Sprosspilzen die wichtigsten Butterschädiger. Dass die Milchzucker vergärenden Hefen auch in der Praxis wichtige Butterschädiger sind, bestätigen die von der Ausfuhrkontrollstation für Milchprodukte in Tallinn ausgeführten Haltbarkeitsversuche an der Butter, bei denen ein grosser Teil der Butterproben mit hohem Gehalt von Sprosspilzen Gär- und gärsauren Geruch und Geschmack aufwies. Da in der Butter die am häufigsten vorkommenden Sprosspilze — die Gruppen 1, 2, 4, 5 — nicht nennenswerte Butterschädiger sind, so ist es verständlich, warum auch viele Butterproben mit hohem Gehalt an Sprosspilzen hochwertig und gut haltbar sind.

Die Frage, ob die Sprosspilze Butterschädiger sind oder nicht, untersuchte ich parallel an der Süss- und an der Sauerrahmbutter. Es zeigte sich, dass manche Sprosspilzstämme stärker Süssrahm-

butter schädigten, andere wieder stärker Sauerrahmbutter. Beim Vergleich der Zunahme der Sprosspilzkeime in Süss- und in Sauerrahmbutter erwies es sich, dass die Zunahme der Sprosspilzkeime in beiden Buttersorten durchschnittlich gleich gross ist.

Wenn mann die Resultate der Arbeit zusammenfasst, so kommt man zu dem Schlusse, dass die Sprosspilze in der Butter unerwünschte Mikroben sind, denn aus der vorliegenden Arbeit ergab sich: a) dass durchschnittlich Butterproben mit höherem Gehalt an Sprosspilzkeimen schon im Alter von einigen Tagen eine schlechtere Qualität aufwiesen als solche mit niedrigerem Gehalt an Sprosspilzkeimen, b) dass Butterproben mit höherem Gehalt an Sprosspilzkeimen durchschnittlich weniger haltbar waren als solche mit niedrigerem Gehalt an Sprosspilzkeimen, c) dass in den Butterproben des Haltbarkeitsversuchs die Butterfehler Gär- und gärsaurer Geruch und Geschmack um so häufiger auftraten, je mehr die Butter Sprosspilzkeime enthielt, d) dass in den aus sterilisiertem und mit Sprosspilzen infiziertem Rahm hergestellten Butterproben unter 31 Versuchssprosspilzstämmen 11 Stämme verschiedene Butterfehler veranlassten, während keiner dieser Pilzstämme die Eigenschaften der Butter verbesserte.

Zusammenfassung.

1. In der vorliegenden Arbeit ist in Molkereien Schleswig-Holsteins und Estlands hergestellte Butter auf ihren Gehalt an Sprosspilzen untersucht worden.

2. Die Zahl der Sprosspilze in der Butter hing in hohem Grade von der Temperatur der Aussenluft ab. In den Wintermonaten befanden sich in der Butter bedeutend weniger Sprosspilze als in den Sommermonaten.

3. In den einige Tage alten Butterproben konnte man eine Beziehung zwischen der Butterqualität und dem Gehalt an Sprosspilzkeimen konstatieren; es enthielten nämlich die besseren Buttersorten durchschnittlich weniger Sprosspilze als die Buttersorten von geringerem Wert.

4. Es konnte eine Beziehung konstatiert werden zwischen der Haltbarkeit der Butter und dem Gehalt an Sprosspilzkeimen, denn Butterproben mit höherem Sprosspilzgehalt waren durchschnittlich weniger haltbar als Butterproben mit geringerem Gehalt an Sprosspilzen.

5. Es liess sich konstatieren eine Beziehung zwischen den Butterfehlern Gär- und gärsaurer Geschmack und -geruch und dem Gehalt der Butter an Sprosspilzen, denn die angeführten Butterfehler traten in der Butter beim Haltbarkeitsversuch um so häufiger auf, je mehr die Butter Sprosspilze enthielt.

6. Bei den aus Butter isolierten Sprosspilzen wurde bestimmt, zu welcher Gattung sie gehören; die Pilze wurden nach ihren morphologischen und physiologischen Merkmalen in Gruppen geteilt.

7. Unter den aus der Butter isolierten Pilzstämmen wählte ich einige aus und prüfte folgende ihrer physiologischen Eigenschaften: a) ihr Vermögen Zucker zu vergären, b) ihren Einfluss auf den Säuregrad und das Aussehen der Milch, c) den Einfluss des Kochsalzgehalts des Nähragars und der Butter auf das Wachstum der Sprosspilze in den entsprechenden Medien, d) den Einfluss der Reaktion des Nähragars auf das Wachstum der Sprosspilze und e) den Einfluss der Temperatur auf das Wachstum der Sprosspilze.

8. Ich prüfte den Einfluss ausgewählter Sprosspilzstämme auf Süss- und Sauerrahmbutter, die aus sterilisiertem Rahm hergestellt war, und verglich die Zunahme ihrer Keimzahl in der Süss- und der Sauerrahmbutter.

9. Bei den Butterversuchen erwies sich ein Teil der Sprosspilzstämme als Butterschädiger, in betreff eines anderen Teiles der Stämme liess sich in dieser Beziehung kein sicheres Urteil abgeben, während ein dritter Teil der Stämme sich unter den gewährten Versuchsbedingungen im Sinne der Butterschädigung als unbeteiligt erwies. Kein einziger der Versuchssprosspilzstämme verbesserte die Eigenschaften der Butter.

10. Unter den butterschädigenden Sprosspilzstämmen schädigten einige stärker die Süssrahmbutter, andere stärker die Sauerrahmbutter.

11. Bei den Versuchen nahm die Zahl der Sprosspilzkeime in der Süss- und in der Sauerrahmbutter ungefähr in gleichem Masse zu.

12. Wegen der Beziehungen zwischen der Zahl der Sprosspilzkeime und der Butterqualität sowie zwischen der Zahl der Sprosspilzkeime und der Haltbarkeit der Butter, und ferner weil die Versuche ergaben, dass viele Sprosspilzstämme Butterschädiger sind, muss man die Sprosspilze in der Butter als unerwünschte Mikroorganismen ansehen.

Literaturnachweis.

1) Brown, C. W., Some actions of microorganisms upon the constituents of butter. Zbl. Bakter. II Ref. **34,** 69 f. (1912).
2) Demeter, K. J. und F. X. Maier, Über mikrobiologische Beschaffenheit und Qualitätsbefund von Sauerrahmbutter. Milchwirtsch. Forschungen **11,** 418—518 (1931).
3) Dombrowski, W., Die Hefen in Milch und Milchprodukten. Zbl. Bakter. II **28,** 345—403 (1910).
4) Fettick, O., Quantitative und qualitative Untersuchungen über die Bakterien, Hefen und Pilze der Butter und über den Einfluss des Kochsalzes auf dieselben. Arbeiten der Versuchsst. f. Molkereiw Kiel **1909,** H. 7.
5) Grimes, M., A study of the action of certain bacteria, yeasts and molds on the keeping quality of butter in cold storage. J. Dairy Sci. **6,** 427—445 (1923).
6) Gross, M., Tähtsamad võid infitseerivad pärmi- ja pärmilähedaste pungseente allikad mõnes kodumaa piimatalitises. Tartu 1931.
7) Henneberg, W., Die Wichtigkeit der Federstrichkulturen für die bakteriologischen Untersuchungen in milchwirtschaftlichen Laboratorien. Molkereiztg Hildesheim **1928,** Nr. 131.
8) Hunziker, O. F., The Butter Industry. La Grange, Illinois, 1927.
9) Janke, A., Allgemeine technische Mikrobiologie I. Die Mikroorganismen. Dresden u. Leipzig 1924.
10) Kluyver, A. J. und C. B. van Niel, Über Spiegelbilder erzeugende Hefearten und die neue Hefengattung *Sporobolomyces.* Zbl. Bakter. II **63** (1925).
11) Krüger, zitiert nach Sandelin[28]).
12) Koroleff, zitiert nach Palladina und Masjukewitsch[22]).
13) Lindner, P., Ordnung *Saccharomycetinae* in: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Bd. VII, H. 1. Leipzig 1905.
14) Löhnis, F., Handbuch der landwirtschaftlichen Bakteriologie. Berlin 1910.
15) Macy, H., Mold and yeast counts and their relation to the composition of butter. J. Dairy Sci. **10,** 384—395 (1927).
16) Macy, H., Quantitative changes in the microflora of butter during the storage. J. Dairy Sci. **13,** 266—272 (1930).
17) Macy, H. and H. B. Richie, The mold and yeast count as an index of the keeping quality of butter. J. Dairy Sci. **12,** 351—366 (1929).
18) Mazé, P., Quelques nouvelles races de levures de lactose. Zbl. Bakter. II Ref. **12,** 312—314 (1904).

19) Orla-Jensen, Studien über das Ranzigwerden der Butter. Zbl. Bakter. II **8,** 248—252 (1902).
20) Orla-Jensen, Bakteriologische Studien über dänische Butter. Zbl. Bakter. II **29,** 610—616 (1911).
21) Orla-Jensen, Die Bakteriologie in der Milchwirtschaft. Jena 1913.
22) Palladina, O. K. und W. A. Masjukewitsch, Über die Einwirkung verschiedener Hefearten auf das Wachstum und die physiologischen Eigenschaften der Milchsäurebakterien und Schimmelpilze. Festskrift i Anl. af Prof. Dr. Phil. & Sc. Orla-Jensens Jubilæum som Forsker i et trediedel Aarhundrede og som Lærer ved den Polytekniske Læreanstalt i et kvart Aarhundrede 89—95 (1931).
23) Põllumajanduseturg **1930,** 169—173, 423—427.
24) Põllumajanduseturg **1931,** 507, 527—528, 675—679, 695.
25) Rahn, O., C. Brown und L. M. Smith, Die Haltbarkeit der Butter in Kalthäusern. Zbl. Bakter. II **26,** 47—54 (1910).
26) Reinmann, R., Untersuchungen über die Ursachen des Ranzigwerdens der Butter. Zbl. Bakter. II **6,** 209—214 (1900).
27) Rogers, L. A., Über die Ursachen der bei in Büchsen verpackter Butter vorkommenden Zersetzungen. Zbl. Bakter. II **12,** 388—396, 597—602 (1904).
28) Sandelin, A. E., Die Hefen der Butter. Annales Acad. Sc. Fennicae A **12,** No. 6 (1919).
29) Sandelin, A. E., Über die Einwirkung einiger aus Butter isolierten Hefearten auf die Bestandteile der Milch. Annales Acad. Sc. Fennicae A **19,** No. 3 (1923).
30) Sandelin, A. E., Voinvalmistus. Helsinki 1928.
31) Sayer, W., O. Rahn und B. Farrand, Die Haltbarkeit der Butter in Kalthäusern. Zbl. Bakter. II **22,** 22—32 (1909).
32) Shutt, D. E., The relation between yeasts and moulds and the keeping quality of butter. J. Dairy Sci. **7,** 357—360 (1924).
33) Teichert, zitiert nach Löhnis[14]).
34) The World's Butter Review **1,** Nos. 5, 6, 7, 8 (1927).
35) Tiemann, zitiert nach Löhnis[14]).
36) Trüper, E., Über Milchzucker vergärende Hefen der Rohmilch. Milchwirtsch. Forschungen **6,** 351—402 (1928).
37) Virtanen, A. I., Käyneen maku voissa. Karjantuote **11,** 727—733 (1928).
38) Weigmann, H., zitiert nach Dombrowski[3]).
39) Weigmann, H., Die Pilzkunde der Milch. Berlin 1924.
40) White, A. H. and E. G. Hood, A study on methods for determining numbers of moulds and yeasts in butter. I. The relation of the pH of the medium. J. Dairy Sci. **14,** 463—476 (1931).
41) Wojtkiewicz, A., E. Mischustin, E. Rudakow und Runow, Berichte der Bakt. Agr. Sta. Leningrad **1928,** Nr. 25.

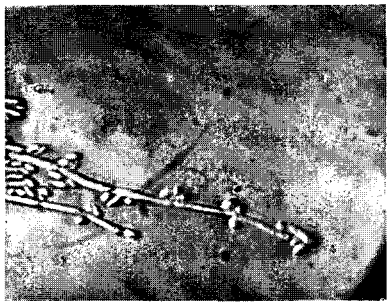


Abb. 1



Abb. 2

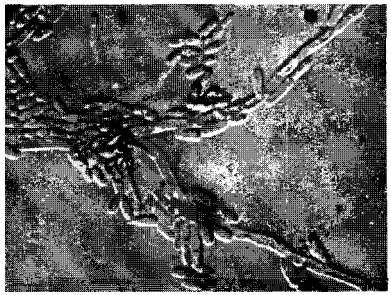


Abb. 3

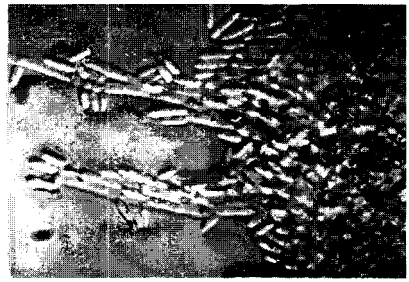


Abb. 4

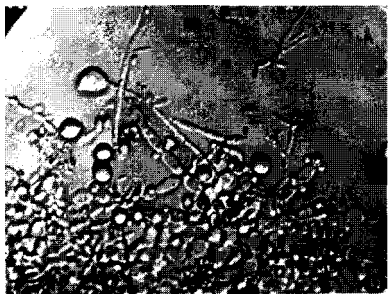


Abb. 5

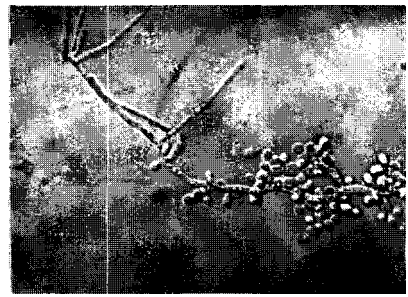


Abb. 6

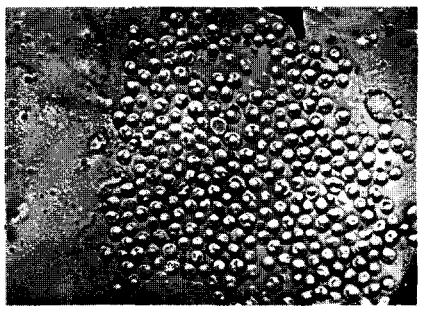


Abb. 7

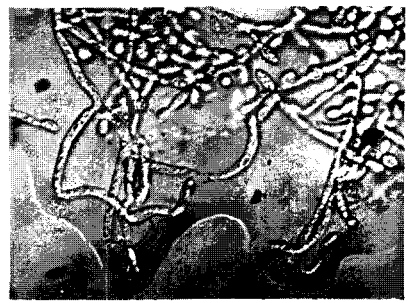


Abb. 8

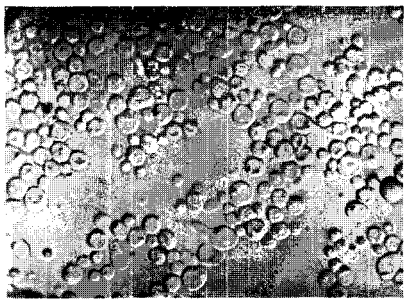


Abb. 1

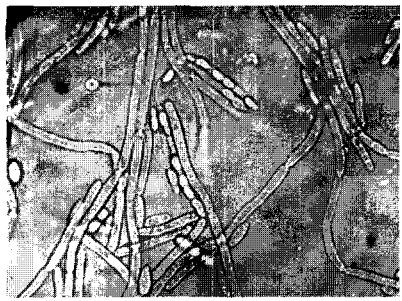


Abb. 2

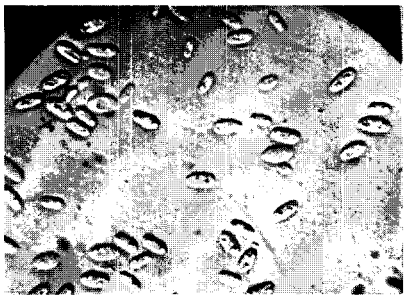


Abb. 3



Abb. 4



Abb. 5

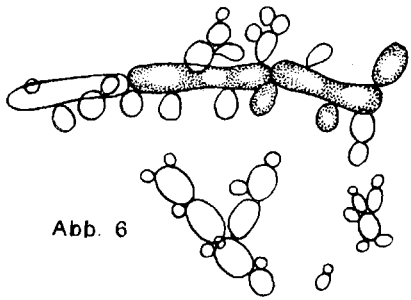


Abb. 6

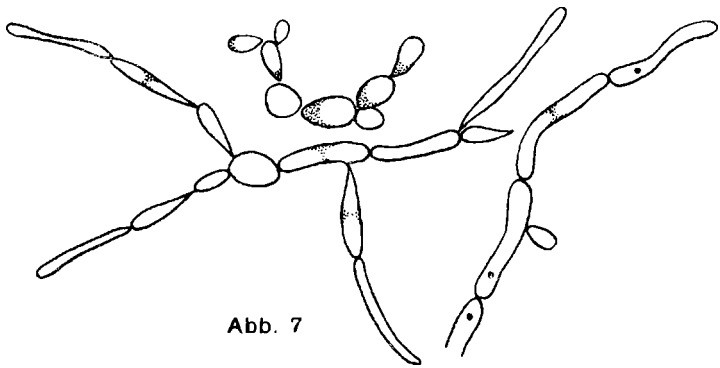


Abb. 7

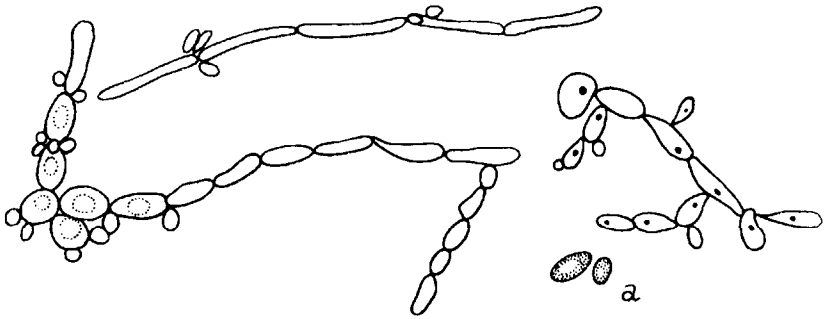


Abb. 1

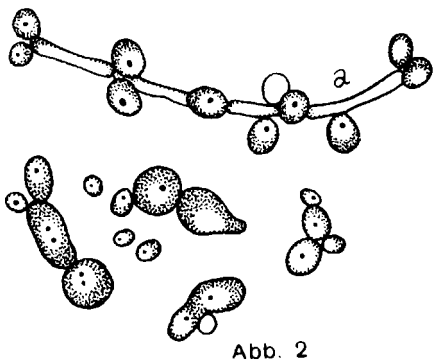


Abb. 2

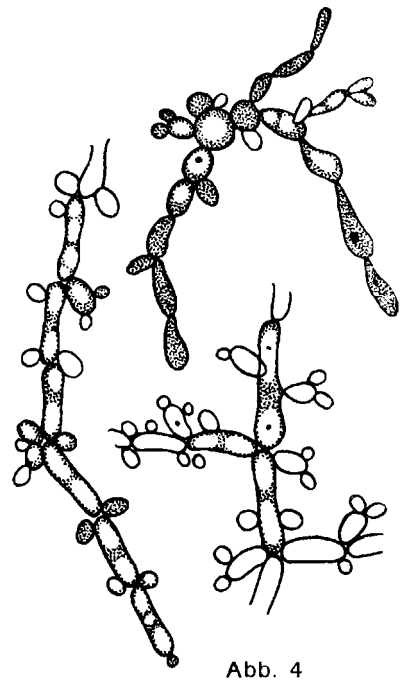


Abb. 4

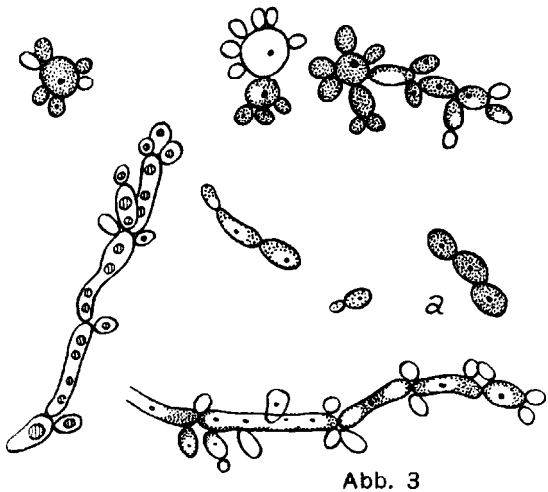


Abb. 3

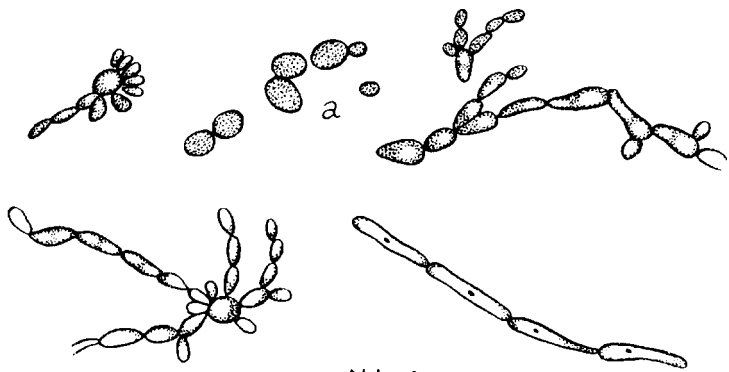


Abb. 1

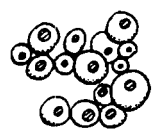


Abb. 2



Abb. 3



Abb. 4



Abb. 5

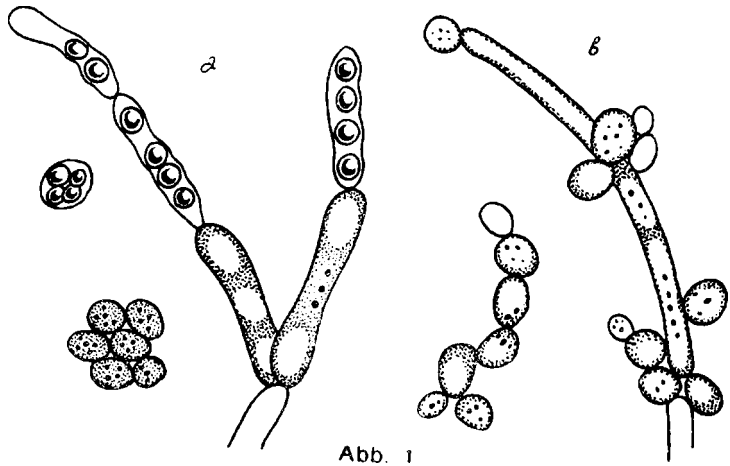


Abb. 1

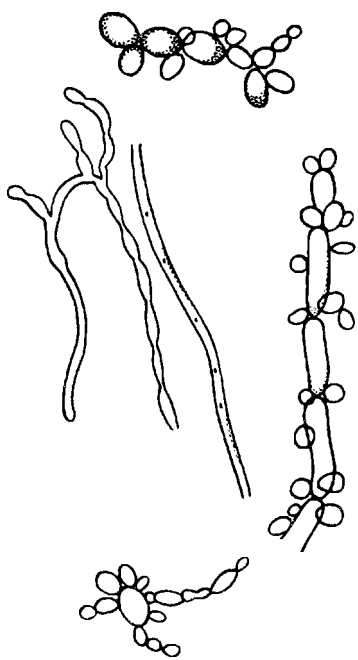


Abb. 2

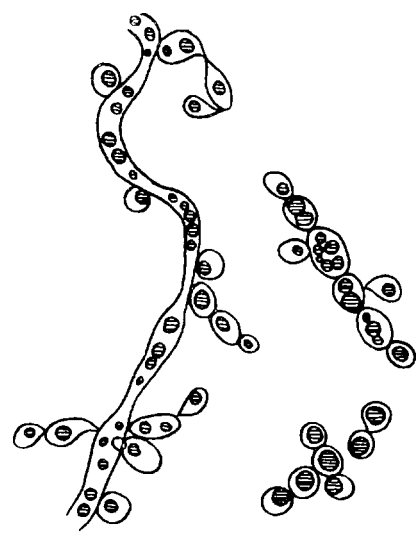


Abb. 3

Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis
(Dorpatensis) A XXIV. 1.

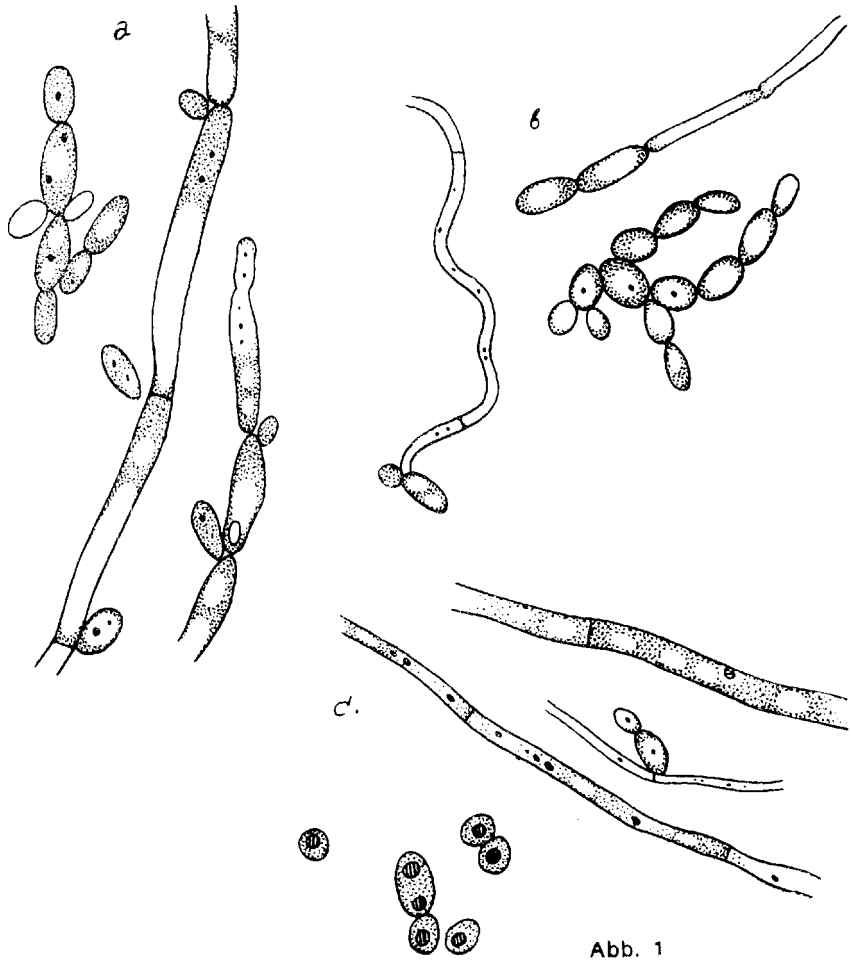


Abb. 1

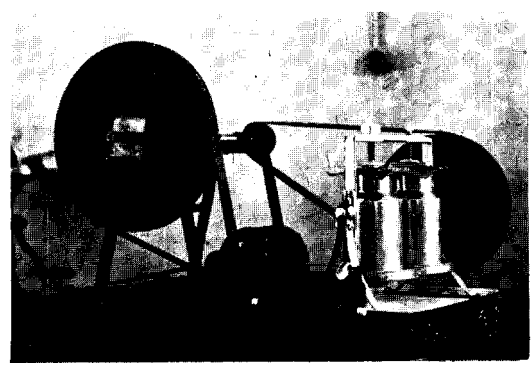


Abb. 2

Erklärung der Tafeln.

Die auf den Tafeln I—VI abgebildeten Sprosspilze sind photographiert bei 500maliger und gezeichnet bei 900maliger Vergrösserung. Die Aufnahmen sind gemacht im Bakteriologischen Institut der Preussischen Versuchs- und Forschungsanstalt für Milchwirtschaft zu Kiel. Die Zeichnungen sind ausgeführt mit Hilfe des Zeissschen Zeichenaparats.

Tafel I.

Abbildung 1: Stamm IV—2 der *Mycotorula*-Gattung auf Würzeagar.
„ 2: Stamm VI—7 der *Mycotorula*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.
„ 3: Stamm IV—19 der *Mycotorula*-Gattung auf Würzeagar.
„ 4: Stamm IX—9 der *Mycotorula*-Gattung auf Würzeagar.
„ 5: Stamm II—14 der *Pseudomonilia*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur. Vergleiche Tafel V, Abb. 2.
„ 6: Stamm XV—4 der *Pseudomonilia*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.
„ 7: Stamm II—22 der *Pseudomonilia*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur. Auf der Abbildung sind nur hefenförmige Zellen zu sehen Vergleiche auch Tafel V, Abb. 3.
„ 8: Stamm VIII—14 der *Pseudomonilia*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.

Tafel II.

Abbildung 1: Stamm II—1 der *Saccharomyces*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.
„ 2: Stamm XIII—2 der *Saccharomyces*-Gattung auf Würzeagar. In einzelnen Langsprossen sind Sporen sichtbar. Vergleiche auch Tafel V, Abb. 1.
„ 3: Stamm X—10 der *Sporobolomyces*-Gattung in einfachem Klatschpräparat. Das Präparat wurde aus einer Würzeagar-Kolonie hergestellt.
„ 4: Stamm II—7 der *Oospora*-Gattung in Butter. Man sieht Kristalle der Fettsäuren des zersetzten Butterfetts. Vergleiche auch Tafel VI, Abb. 1.
„ 5: Stamm XI—15 der *Oospora*-Gattung auf Würzeagar.
„ 6: Stamm II—10 der *Mycotorula*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.
„ 7: Stamm II—21 der *Mycotorula*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.

Tafel III.

Abbildung 1: Stamm III—14 der *Mycotorula*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur. Die Zellenform a dominiert.

„ 2: Stamm III—18 der *Mycotorula*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur. Die Form a ist in Vollmilchfederstrichkultur selten, aber in Würze häufig vertreten.

„ 3: Stamm VI—14 der *Mycotorula*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur. In Würze ist nur die Form a vertreten.

„ 4: Stamm IX—7 der *Mycotorula*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.

Tafel IV.

Abbildung 1: Stamm XII—10 der *Mycotorula*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur. Es dominiert die Zellenform a.

„ 2: Stamm VI—8 der *Torulopsis*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.

„ 3: Stamm VIII—8 der *Torulopsis*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.

„ 4: Stamm V—15 der *Torulopsis*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.

„ 5: Stamm I—4 der *Torulopsis*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur.

Tafel V.

Abbildung 1: Stamm XIII—2 der *Saccharomyces*-Gattung. Form a ist vertreten auf Würzeagar und Form b in Vollmilchfederstrichkultur. In mehreren Zellen bei Form a sind Sporen sichtbar. Langsprosse kommen in Vollmilchfederstrichkultur nur selten vor. Vergleiche auch Tafel II, Abb. 2.

„ 2: Stamm II—14 der *Pseudomonilia*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur. Vergleiche auch Tafel I, Abb. 5.

„ 3: Stamm II—22 der *Pseudomonilia*-Gattung in Vollmilchfederstrichkultur. Vergleiche auch Tafel I, Abb. 7.

Tafel VI.

Abbildung 1: Stamm II—7 der *Oospora*-Gattung. Form a in Vollmilchfederstrichkultur, Form b im hängenden Würzetropfen und Form c in Molke. Vergleiche auch Tafel II, Abb. 4.

„ 2: Laboratoriumsbuttermaschine des Milchwirtschaftlichen Kabinetts der Universität Tartu.

Inhalt.

Vorwort 3
A. Einleitung 5
B. Der Sprosspilzkeimgehalt der Butter 6
Änderungen des Sprosspilzkeimgehalts der Butter bei der Butteraufbewahrung 11
Beziehung zwischen Sprosspilzzahl und Butterqualität 13
Beziehung zwischen dem Gehalt der Butter an Sprosspilzen und den Butterfehlern 18
Systematische Übersicht über die aus der Butter schleswig-holsteinischer und estnischer Molkereien isolierten Sprosspilze 20
Physiologische Eigenschaften ausgewählter Sprosspilzstämme nach vorbereitenden und ergänzenden Versuchen 37
1) Zusammenfassung der physiologischen Eigenschaften nach den Vorversuchen 37
2) Physiologische Eigenschaften der Sprosspilze auf Grund der ergänzenden Versuche 37
a) Eigenschaften der Sprosspilze bezüglich der Vergärung von Zucker 39
b) Einfluss der Sprosspilze auf den Säuregrad der Milch 41
c) Einfluss des Kochsalzgehalts des Nähragars und der Butter auf das Wachstum der Sprosspilze in den entsprechenden Medien 43
d) Einfluss der Reaktion des Nähragars auf das Wachstum der Sprosspilze auf ihm 50
e) Einfluss der Temperatur auf das Wachstum der Sprosspilze . . 52
Der Einfluss der einzelnen Sprosspilzstämme auf die Butter 53
Der Sprosspilzkeimgehalt der Versuchsbutter und seine Veränderungen bei der Aufbewahrung der Butter 66
C. Diskussion 69
D. Zusammenfassung 73
Literaturnachweis 75
Erklärung der Tafeln 77

BEMERKUNGEN ZU DEN REGELN ÜBER VALENZELEKTRONENKONZENTRATIONEN IN BINÄREN INTERMETALLISCHEN LEGIERUNGEN

VON

HARALD PERLITZ

TARTU 1932

K. Mattiesens Buchdruckerei Akt.-Ges., Tartu, 1932.

Inhalt: 1. Regeln und Werte für Valenzelektronenkonzentrationen im β-, γ- und ε-Gitter. — 2. Eine einschränkende Bedingung für die Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung für β-, γ- und ε-Gitter bildende Komponenten. — 3. Auftreten und Ausbleiben von β-, γ- und ε-Gittern in binären intermetallischen Legierungen. — 4. Übersichtsschema der Lagen und Breiten von Homogeneitätsgebieten von β-, γ- und ε-Gittern. — 5. Anzahl von Valenzelektronen metallischer Bindung in β-, γ- und ε-Gitter bildenden Komponenten. — 6. Zusammenfassung.

1. Regeln und Werte für Valenzelektronenkonzentrationen im β-, γ- und ε-Gitter. Aus der Verschiebung von Homogeneitätsgebieten strukturell analoger Phasen binärer Cu-, Ag- und Au-Legierungen haben Arne Westgren und Gösta Phragmén 1926 folgern zu können geglaubt, dass für die Bildung bestimmter Gittertypen das Verhältnis der Valenzelektronenzahl zur Atomzahl, die *Valenzelektronenkonzentration*, ausschlaggebend sei[1]). Desgleichen hat W. Hume-Rothery 1926 die Ähnlichkeit in der Struktur der β-Phase in den Cu-Zn-, Cu-Al- und Cu-Sn-Legierungen, denen gewöhnlich die Formeln CuZn, Cu_3Al und Cu_5Sn zugeschrieben werden, darauf zurückgeführt, dass in ihnen die Valenzelektronenkonzentration gleich 3:2 ist[2]). Das seitdem zusammengebrachte Tatsachenmaterial bestätigte nicht nur diese Ansicht, sondern führte zu der Auffassung, dass nicht nur dieser eine Gittertyp, der den erwähnten β-Phasen eigen ist, sondern insgesamt drei bestimmte Gittertypen sowohl in den erwähnten, wie in vielen anderen Legierungsreihen gerade bei solchen Zusammensetzungen auftreten, wo die Valenzelektronenkonzentration einen für den jeweiligen Gittertyp charakteristischen Wert annimmt oder demselben wenigstens sehr nahe kommt[3]). Als grundlegende Werte der Valenzelektronenkonzentrationen ergeben sich dabei:

---

1) Arkiv mat., astron. och fysik 19 B (1926) Nr. 12, S. 5.

2) J. Inst. Met., Lond. (1926) Advance copy Nr. 389, S. 19—20.

3) Arne Westgren und Gösta Phragmén, Z. Metallkde (1926) Septemberheft; Ark. mat., astron. och fysik 19 B (1926) Nr. 12, S. 52; Metallwirtsch. 7 (1928) 701—702; Z. anorg. allg. Chem. 175 (1928) 84; Z. Metallkde 18 (1929) 279; Trans. Faraday Soc. 25 (1929) 380—382. — A. Westgren und W. Ekman,

(1) 3:2 für das kubisch raumzentrierte oder β-Mn-artige Gitter, Gittertypen, die weiterhin kurzweg als *β-Gitter* bezeichnet werden;

(2) 21:13 für das γ-Messing-artige Gitter, ein Gittertyp, der weiterhin als *γ-Gitter* bezeichnet wird;

(3) 7:4 für das Gitter hexagonal dichtester Packung, ein Gittertyp, der weiterhin als *ε-Gitter* bezeichnet wird.

Diese Grundwerte der Valenzelektronenkonzentrationen sind wohl so aufzufassen, dass im β-Gitter je 2 Atome sich mit 3 Valenzelektronen am Aufbau des Gitters beteiligen, im γ-Gitter je 13 Atome mit 21 Valenzelektronen und im ε-Gitter je 4 Atome mit 7 Valenzelektronen. Die hier zur Sprache kommenden Valenzelektronen sind also als Bindungselektronen des Metallgitters aufzufassen.

2. Eine einschränkende Bedingung für die Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung für β-, γ- und ε-Gitter bildende Komponenten. Bezeichnet also m bezw. n die Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung des Atoms der einen bezw. anderen Komponente, x bezw. y die Anzahl der Atome der einen bezw. anderen Komponente in einer intermediären Phase mit einem der eingangs erwähnten Gitter, so lassen sich die drei Aussagen von der Konstanz der Valenzelektronenkonzentration in die gemeinsame Formel

$$(mx + ny) : (x + y) = k^*)$$

fassen, mit

$k = {}^2/_2$ für β-Gitter,
$k = {}^{21}/_{13}$ für γ-Gitter, und
$k = {}^7/_4$ für ε-Gitter.

Aus dieser Beziehung folgt für das Verhältnis der Anzahl der Atome $x:y$ die Beziehung

$$\frac{x}{y} = \frac{n-k}{k-m}.$$

Ark. kem., mineral. och geol. 10 B (1930) Nr. 11, S. 1—4. — Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1931) 58—59, 77. — A. Westgren, Z. Metallkde (1930) Heft 11; Metallwirtsch. 9 (1930) 922—923; Trans. Amer. Inst. min. metallurg. Engr., preprint Feb. 1931, New York Meeting, S. 24—25; J. Franklin Inst. 212 (1931) 592—595; Z. angew. Chem. 45 (1932) 11, 13, 15—18.

*) Die rechte Seite als pk anzusetzen mit $k = 1$ oder $= 2$ (Mem. R. Accad. It., cl. sci. fis., mat. e nat. 3 (1932) 17) heisst einen unbestimmten Parameter einführen, ohne dass dadurch irgendein allgemeiner Vorteil erzielt wird.

Da das links stehende Verhältnis der Anzahl der Atome $x:y$ positiv ist, so muss auch der rechts stehende Ausdruck positiv sein, d. h. Zähler und Nenner des rechten Ausdrucks müssen gleiche Vorzeichen haben. Da ferner die Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung n und m positive Zahlen sind und auch k eine positive Konstante ist, so ist bei

$$n \gtrless k, \quad m \lessgtr k.$$

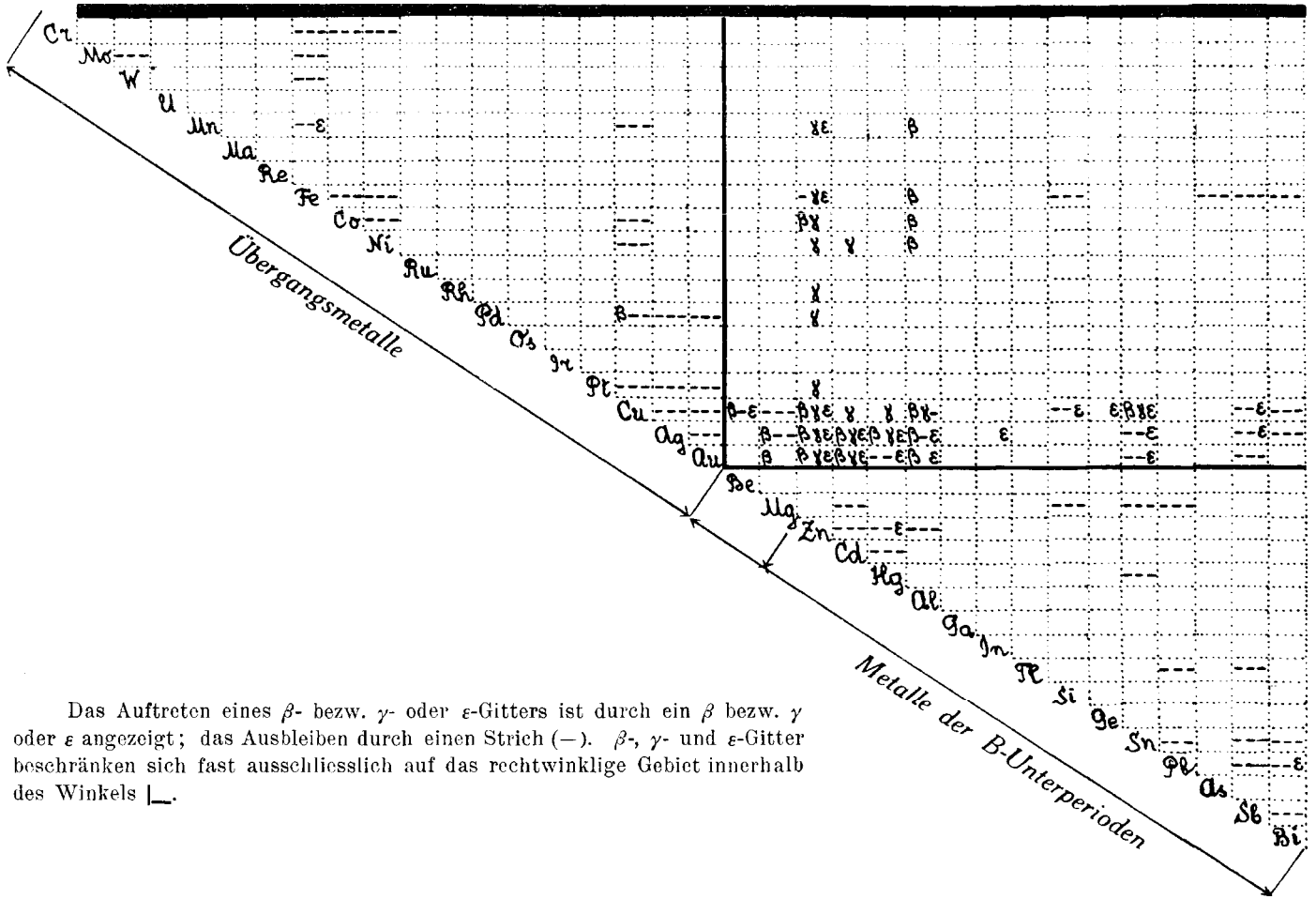
Mithin gilt

$$n \gtrless k \gtrless m,$$

d. h. k liegt zwischen n und m. Bestehen also die Valenzelektronenkonzentrationsregeln zu recht, so wären demnach allgemein β-, γ- und ε-Gitter als intermediäre Phasen nur in solchen binären Legierungen zu erwarten, deren reine Komponenten ungleiche Anzahlen von Valenzelektronen zum Aufbau des Metallgitters beisteuern, und es müsste dabei die Anzahl der beigesteuerten Valenzelektronen metallischer Bindung der einen reinen Komponente kleiner, diejenige der anderen hingegen grösser als die Konstante k sein. Es ist aber k gleich $^3/_2$ oder $^{21}/_{13}$ oder $^7/_4$, d. h. es liegt der Wert der Konstante k für β-, γ- und ε-Gitter zwischen 1 und 2. Die formulierte allgemeine Aussage lässt sich deshalb durch folgende speziellere einschränkende Bedingung über die Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung β-, γ- und ε-Gitter bildender Komponenten ersetzen: *bestehen die Valenzelektronenkonzentrationsregeln zu recht, so sind β-, γ- und ε-Gitter als intermediäre Phasen nur in solchen binären Legierungen zu erwarten, deren eine reine Komponente höchstens* ***ein*** *und deren andere reine Komponente mindestens* ***zwei*** *Valenzelektronen metallischer Bindung zum Aufbau des Metallgitters beisteuert.*

3. Auftreten und Ausbleiben von β-, γ- und ε-Gittern in binären intermetallischen Legierungen. Über tatsächliches Auftreten und Ausbleiben von β-, γ- und ε-Gittern als intermediäre Phasen binärer intermetallischer Legierungen unterrichtet die nachfolgende Übersichtstabelle.

Tabelle 1. Übersichtstabelle über Auftreten und Ausbleiben binärer intermetallischer Legierungen.



Das Auftreten eines β- bezw. γ- oder ε-Gitters ist durch ein β bezw. γ oder ε angezeigt; das Ausbleiben durch einen Strich (—). β-, γ- und ε-Gitter beschränken sich fast ausschliesslich auf das rechtwinklige Gebiet innerhalb des Winkels |_.

Als Unterlagen zur Zusammenstellung der Tabelle dienten für: *Ag-Bi*, S. J. Broderick und W. F. Ehret, J. physic. Chem. 35 (1931) 2629; *Ag-Hg*, V. M. Goldschmidt, Z. physik. Chem. 133 (1928) 408; *Ag-Mg*, A. Westgren und G. Phragmén, Metallwirtsch. 7 (1928) 702; *Ag-Pt*, C. H. Johansson und J. O. Linde, Ann. Physik 6 (1930) 467—474; *Ag-Sb*, A. Westgren, G. Hägg und S. Eriksson, Z. physik. Chem. B 4 (1929) 468; *Ag-Sn*, O. Nial, A. Almin und A. Westgren, Z. physik. Chem. B 14 (1930) 89—90; *Al-Au* und *Al-Co*, Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1931) 58 und 75; *Al-Fe*, A. Westgren und W. Ekman, Ark. kemi, mineral. och geol. 10 B (1930) No. 11, S. 2—3; *Al-Mn*, A. J. Bradley and Phillis Jones, Philos. Mag. 12 (1931) 1151; *Au-Cd*, V. M. Goldschmidt, Chem. Ber. 60 (1927) 1294; A. Westgren und W. Ekman, Ark. kemi, mineral. och geol. 10 B (1930) No. 11, S. 1; Arne Westgren, J. Franklin Inst. 212 (1930) 593; Arne Ölander, Z. Kristallogr. A 83 (1932) 148; *Au-Mg*, A. Westgren, Z. Metallkde (1930) Heft 11; *Au-Pt*, C. H. Johansson und J. O. Linde, Ann. Physik 5 (1930) 792; *Au-Sb*, O. Nial, A. Almin und A. Westgren, Z. physik. Chem. B 14 (1931) 82; *Au-Sn*, Sten Stenbeck und A. Westgren, Z. physik. Chem. B 14 (1931) 96; *Bi-Cu*, William F. Ehret und Ray D. Fine, Philos. Mag. 10 (1930) 558; *Bi-Pb*, D. Solomon und W. Morris Jones, Philos. Mag. 11 (1931) 1099—1100; *Bi-Sb*, E. G. Bowen und W. Morris Jones, Philos. Mag. 13 (1932) 1032; *Bi-Sn*, D. Solomon und W. Morris Jones, Philos. Mag. 11 (1931) 1102—1103; *Cd-Cu*, A. Westgren und W. Ekman, Ark. kemi, mineral. och geol. 10 B (1930) No. 11, S. 1; *Co-Cr*, Franz Wever und Uichi Haschimoto, Mitt. Kais.-Wilh.-Inst. Metallforschg. Düsseld. 11 (1929) 301; *Co-Fe* und *Co-Ni*, A. Ôsawa, Sci. Rep. Tôhoku Univ. 19 (1930) 116 und 114; *Co-Zn*, Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1931) 66; *Cu-Mn*, E. Persson, Z. physik. Chem. B 9 (1930) 38; *Cu-Sb*, A. Westgren, G. Hägg und S. Eriksson, Z. physik. Chem. B 4 (1929) 467; *Cu-Si*, Arne F. Westgren, Trans. Amer. Inst. min. metallurg. Engr., preprint Feb. 1931, New York Meeting, 23 und 25; *Fe-Mn*, Einar Öhman, Z. physik. Chem. B 8 (1930) 106; *Mn-Zn*, N. Parravano und N. Caglioti, Mem. R. Accad. It., cl. sci. fis., mat. e nat. 3 (1932) 20; *Ni-Cd* und *Ni-Zn*, Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1931) 69; *Pb-Sb*, D. Salomon und W. Morris Jones, Philos. Mag. 10 (1930) 474—475; *Pd-Zn*, *Pt-Zn* und *Rh-Zn*, Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1931) 69; *Sb-Sn*, E. G. Bowen und W. Morris Jones, Philos. Mag. 12 (1931) 461. — Für *alle übrigen Legierungen*: P. P. Ewald und G. Hermann, Z. Kristallogr. A. Ergänzungsband Strukturbericht 1913—1928 (1931) 504—528 und 564—573.

Diese Tabelle enthält von den metallischen Elementen solche, deren binäre Legierungen röntgenographisch systematisch untersucht worden sind. Metalle der Alkalien sind in die Tabelle nicht aufgenommen worden, da für die diesbezüglichen Legierungen nur Strukturbestimmungen vereinzelter Phasen vorliegen, wenn man vom Li-Ag-, Li-Cu- und Na-Pb-System absieht[4]). Durch

4) S. Pastorello, Gazz. chim. Ital. 60 (1930) 496, 988—992; 61 (1931) 47; E. Zintl und A. Harder, Z. physik. Chem. A 154 (1931) 58—80; E. Zintl und W. Dullenkopf, Z. physik. Chem. B 16 (1932) 195—206.

den Winkel ⌊ wird das Feld der Tabelle in zwei dreieckige und ein rechteckiges Teilgebiet untergeteilt. Es fällt sofort ins Auge, dass β-, γ- und ε-Gitter fast ausschliesslich nur im rechteckigen Gebiet innerhalb des Winkels ⌊ vorkommen, einem Gebiet, in dem nach G. Tammann Metallverbindungen häufig sind [5]). Ausserhalb dieses Gebietes liegen nur vier solcher Gitter: ein β-Gitter des Cu-Pd-Systems und je ein ε-Gitter des Fe-Mn-, Hg-Zn- und Bi-Pb-Systems. Es ist aber zu diesen Ausnahmen zu bemerken, dass das Auftreten oder Ausbleiben des β-Gitters im Cu-Pd-System von der Wärmebehandlung abhängt [6]); dass von den ε-Gittern dasjenige des Fe-Mn-Systems eine instabile Phase ist [7]), während dasjenige des Pb-Bi-Systems langdauernde Temperung und langsame Abkühlung voraussetzt [8]). Abgesehen von diesen vier Fällen kann behauptet werden, dass in den beiden dreieckigen Gebieten links und unterhalb des Winkels ⌊ β-, γ- und ε-Gitter fehlen. Das dreieckige Gebiet links vom Winkel enthält ausschliesslich Übergangsmetalle, dasjenige unterhalb des Winkels neben Be und Mg ausschliesslich Metalle der B-Unterperioden [9]). Somit ergibt sich, dass in binären Legierungen, deren beide Komponenten entweder nur zu den Übergangsmetallen mit Elektronendefekt sowie Cu, Ag und Au oder nur zu den Metallen der B-Unterperioden sowie Be und Mg gehören, sich weder β-, noch γ-, noch ε-Gitter als intermediäre Phasen ausbilden. Jede der Legierungen des viereckigen Gebiets innerhalb des Winkels ⌊ besteht hingegen aus einem Übergangsmetall mit Elektronendefekt oder Cu oder Ag oder Au mit einem Metall der B-Unterperiode oder mit Be oder Mg. Somit folgt, dass *β-, γ- und ε-Gitter sich in solchen binären Legierungen bilden, deren eine reine Komponente ein Übergangselement mit Elektronendefekt oder Cu oder Ag oder Au und deren andere reine Komponente ein Metall der B-Unterperiode oder Be oder Mg ist.* Aus dem Ausbleiben von β-, γ- oder ε-Gittern in einigen Legierungen des rechteckigen Gebietes innerhalb des Winkels ⌊ ist wohl zu schliessen, dass diese Aussage als eine notwendige, jedoch noch keineswegs hinreichende Bedingung zur Bildung eines β-, γ- oder ε-Gitters aufzufassen ist.

5) Lehrbuch der Metallographie, 3. Aufl., Tabellen 25 bis 30, S. 256—262.
6) C. H. Johansson und J. O. Linde, Ann. Physik 82 (1927) 455—457.
7) Einar Öhman, Z. physik. Chem. B 8 (1930) 106.
8) A. Salomon und W. Morris Jones, Philos. Mag. 11 (1931) 1092.
9) J. D. Bernal, Ergebn. techn. Röntgenkde 2 (1931) 236.

Diese Einteilung der reinen Komponenten metallischer binärer Legierungen in Übergangsmetalle mit Elektronendefekt und Cu, Ag und Au einerseits, sowie Metalle der B-Unterperioden und Be und Mg andrerseits verläuft also parallel der Einteilung in solche die höchstens ein und in solche die mindestens zwei Valenzelektronen metallischer Bindung zum Gitteraufbau beisteuern. Das führt zu der Annahme, dass den Metallen der B-Unterperioden, sowie Be und Mg mindestens zwei, und den Metallen mit Elektronendefekt, sowie Cu, Ag und Au höchstens ein Valenzelektron metallischer Bindung zuzuschreiben ist.

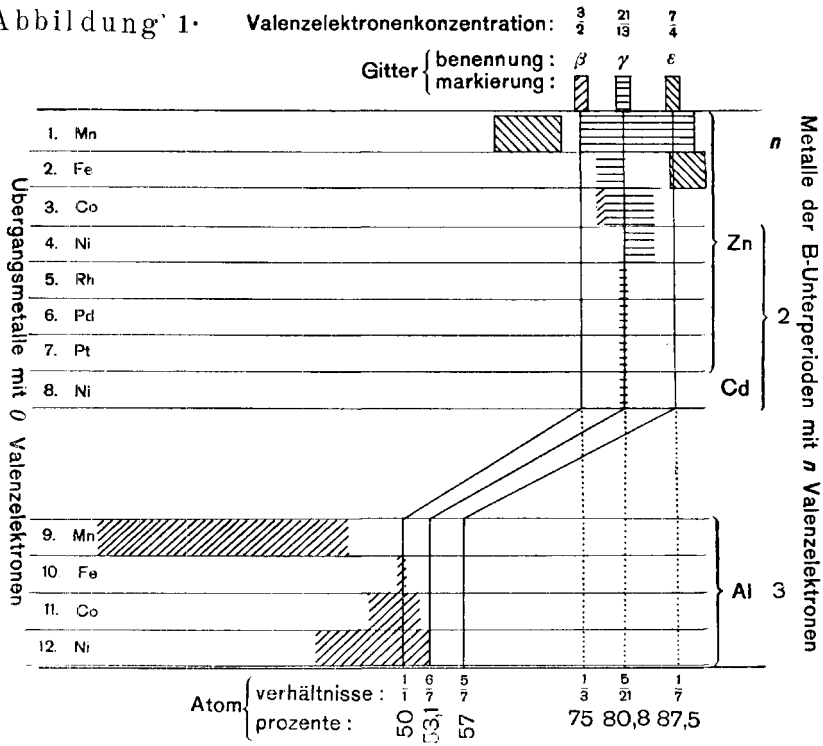
4. Übersichtsschema der Lagen und Breiten von Homogeneitätsgebieten von β-, γ- und ε-Gittern bezüglich der Linien konstanter Valenzelektronenkonzentration. Die Anzahl n der Valenzelektronen metallischer Bindung der zweiten Komponente errechnet sich aus

$$n = k + (k - m)\ x/y.$$

Bei gegebenem Gittertyp (gegebenem k) und bekannter Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung der ersten Komponente (bekanntem m) ist der Wert von n bestimmt durch den Wert des Verhältnisses x/y, des Verhältnisses der Atomzahl der einen Komponente zu derjenigen der anderen. Dieses Verhältnis x/y lässt sich aus der Lage des Homogeneitätsgebietes des jeweiligen Gitters auf der Konzentrationsachse des binären Systems entnehmen. Wegen der Endlichkeit der Breite des Homogeneitätsgebietes ist aber das gesuchte Verhältnis x/y nicht eindeutig bestimmbar, wie bei stöchiometrisch scharf begrenzten Verbindungen. Es ist deswegen eine gewisse Willkür bei der Festsetzung dieses Verhältnisses nicht zu umgehen. Dieses veranschaulichen die Abbildungen 1 und 2, in denen schraffierte Flächen die Lagen und Breiten der Homogeneitätsgebiete der jeweilig auftretenden β-, γ- und ε-Gitter in den zur Zeit untersuchten Legierungsreihen darstellen. In diesen Abbildungen markieren die ausgezogenen gebrochenen Linien, die die Abbildungen der Länge nach durchlaufen, die Lagen konstanter Valenzelektronenkonzentrationen. Wie ersichtlich, durchschneiden diese Linien der jeweiligen konstanten Valenzelektronenkonzentrationen nicht ausnahmlos die ihnen entsprechenden Homogeneitätsgebiete der β-, γ- und ε-Gitter. Am augenscheinlichsten sind die Ver-

schiebungen der Homogeneitätsgebiete bezüglich dieser Linien im Mn-Zn- und Mn-Al-System der Abbildung 1. Beträchtliche Verschiebungen der Homogeneitätsgebiete in bezug auf Linien

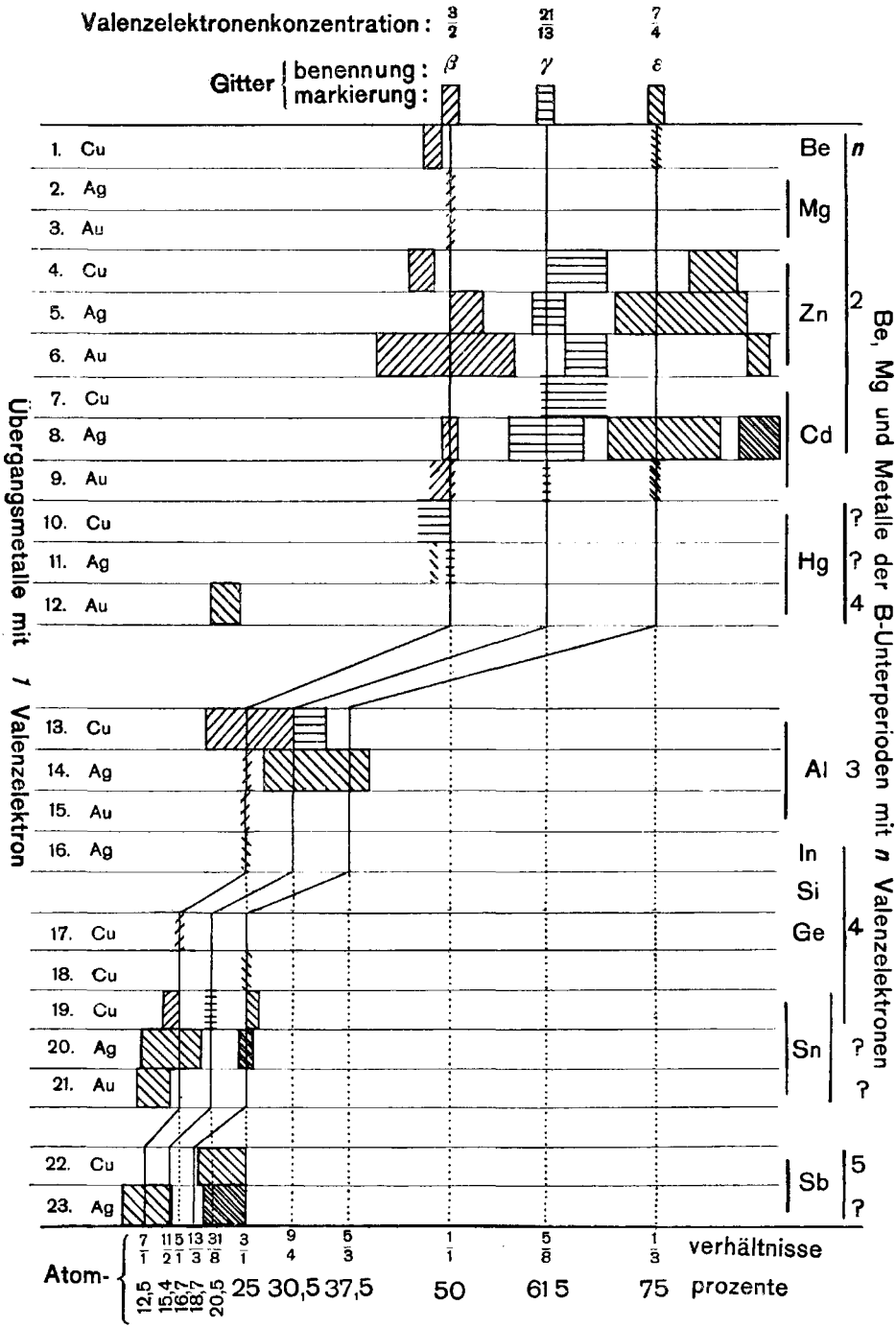
Abbildung 1.



Die aufsteigend (//) bezw. horizontal (=) oder absteigend (\\) schraffierten Flächen bezeichnen Lagen und Breiten von Homogeneitätsgebieten der β- bezw. γ- oder ε-Gitter. Im allgemeinen werden diese Homogeneitätsgebiete durchschnitten von den jeweiligen Linien konstanter Valenzelektronenkonzentration. Eine beträchtliche Verschiebung des Homogeneitätsgebiets bezüglich dieser Linien ergibt sich jedoch für das ε-Gitter des Mn-Zn-Systems und für das β-Gitter des Mn-Al-Systems.

Als Unterlagen zur Abbildung dienten für: 1) *Mn-Zn*, N. Parravano und V. Caglioti, Mem. R. Accad. It., cl. sci. fis., mat. e nat. 3 (1932) 20; 2) *Fe-Zn*, Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1931) 64 sowie P. P. Ewald und C. Hermann, Z. Kristallogr. A. Ergänzungsband Strukturbericht 1913—1928 (1931) 562; 3—8) *Co-Zn*, *Ni-Zn*, *Rh-Zn*, *Pd-Zn*, *Pt-Zn* und *Ni-Cd*, Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1931) 66, 75, 69; 9) *Mn-Al*, A. J. Bradley and Phillis Jones, Philos. Mag. 12 (1931) 1150; 10) *Fe-Al*, A. Westgren und W. Ekman, Ark. kemi, mineral. och geol. 10 B (1930) No. 11, S. 2—3; 11) *Co-Al*, Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1930) 75; 12) *Ni-Al*, Arne Westgren und Arne Almin, Z. physik. Chem. B 5 (1929) 24.

Abbildung 2. (Text auf S. 12!)



(Text zur Abbildung 2.)

Die aufsteigend (/) bezw. horizontal (=) oder absteigend (\) schraffierten Flächen bezeichnen Längen und Breiten von Homogeneitätsgebieten der β- bezw. γ- oder ε-Gitter. Im allgemeinen werden diese Homogeneitätsgebiete durchschnitten von den jeweiligen Linien konstanter Valenzelektronenkonzentration. Eine beträchtliche Verschiebung des Homogeneitätsgebietes bezüglich dieser Linien ergibt sich jedoch für das ε-Gitter des Cu-Zn-, des Au-Zn-, Hg-Zn-, Au-Hg-, Ag-Sn- und Au-Sn-Systems und für das γ-Gitter des Cu-Hg- und des Ag-Hg Systems.

Als Unterlagen zur Abbildung dienten für: 1) *Cu-Be*, P. P. Ewald und C. Hermann, Z. Kristallogr. A. Ergänzungsband Strukturbericht 1913—1928 1931) 529—530; 2—3) *Cu-Mg* und *Ag-Mg*, A. Westgren und G. Phragmén, Metallwirtsch. 7 (1928) 703 und 702; 4) *Au-Mg*, A. Westgren, Z. Metallkde (1930) Heft 11; 5—7) *Cu-Zn*, *Ag-Zn* und *Au-Zn*, P. P. Ewald und C. Hermann, Z. Kristallogr. A. Ergänzungsband Strukturbericht 1913—1928 (1931) 535, 552, 559—560; 8) *Cu-Cd*, A. Westgren, Z. angew. Chem. 45 (1932) 7; 9) *Ag-Cd*, H. Åstrand und A. Westgren, Z. anorg. allg. Chem. 175 (1928) 92; 10) *Au-Cd*, V. M. Goldschmidt, Chem. Ber. 60 (1927) 1294; A. Westgren und W. Ekman, Ark. kemi, mineral. och geol. 10 B (1930) No. 11, S. 1; Arne Westgren, J. Franklin Inst. 212 (1931) 593; Arne Ölander, Z. Kristallogr. A 83 (1932) 148; 11) *Cu-Hg*, Noboyuki Katoh, Z. physik. Chem. B 6 (1929) 27; 12) *Ag-Hg*, P. P. Ewald und C. Hermann, Z. Kristallogr. A. Ergänzungsband Strukturbericht 1913—1928 (1931) 557; 13) *Au-Hg*, Adolf Pabst, Z. physik. Chem. B 3 (1929) 445; 14) *Cu-Al*, P. P. Ewald und C. Hermann, Z. Kristallogr. A. Ergänzungsband Strukturbericht 1913—1928 (1931) 538; A. Westgren und G. Phragmén, Z. anorg. allg. Chem. 175 (1928) 84; 15) *Ag-Al*, A. F. Westgren and A. J. Bradlay, Philos. Mag. 6 (1928) 282, 285; 16) *Au-Al*, Walter Ekman, Z. physik. Chem. B 12 (1931) 58; 17) *Ag-In*, V. M. Goldschmidt, Z. techn. Physik 8 (1927) 262; 18) *Cu-Si*, Arne F. Westgren, Trans. Amer. Inst. min. metallurg. Engr., preprint Feb. 1931, New York Meeting, 23 und 25; 19—20) *Cu-Ge* und *Cu-Sn*, P. P. Ewald und C. Hermann, Z. Kristallogr. A. Ergänzungsband Strukturbericht 1913—1928 (1931) 544, 545, 547; 21) *Ag-Sn*, O. Nial, A. Almin und A. Westgren, Z. physik. Chem. B 14 (1931) 88; 22) *Au-Sn*, Sten Stenbeck und A. Westgren, Z. physik. Chem. B 14 (1931) 96; 23—24) *Cu-Sb* und *Ag-Sb*, A. Westgren, G. Hägg und S. Eriksson, Z. physik. Chem. B 4 (1929) 467 und 468.

gleicher Valenzelektronenkonzentration treten auch auf in den Cu-Zn-, Au-Zn-, Cu-Hg-, Ag-Hg-, Au-Hg-, Ag-Sn-, Au-Sn- und Ag-Sb-Systemen in der Abbildung 2. Es sind aber diese Verschiebungen nicht ohne weiteres als zu den Valenzelektronenkonzentrationsregeln im Widerspruch stehend zu bewerten, denn die Lagen und die Breiten der Homogeneitätsgebiete von β-, γ- und ε-Gittern sind temperaturabhängig. Ob also ein Homogeneitätsgebiet bezüglich der ihm zukommenden Linie konstanter Valenzelektronenkonzentration als verschoben zu gelten hat oder nicht, ist somit vielfach eine Frage der Temperatur. Die in den beiden Abbildungen gegebene Übersicht

über die Lagen und Breiten der Homogeneitätsgebiete ist aber notwendigerweise eine Zusammenstellung der diesbezüglichen Tatsachen bei aufs Geratewohl herausgegriffenen und nicht bei zusammengehörigen Temperaturen. Soviel lässt sich dennoch auch aus dieser Zusammenstellung entnehmen, dass die angeführten Valenzelektronenkonzentrationsregeln als eine allgemeine Normung über das zu erwartende Vorkommen von β-, γ- und ε-Gittern gelten können.

5. Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung in β-, γ- und ε-Gitter bildenden Komponenten. Nimmt man an, dass die wahren Lagen von β-, γ- und ε-Gittern auf die entsprechenden Linien konstanter Valenzelektronenkonzentration fallen, dann sind die Verhältnisse x/y stets gleichzusetzen denjenigen Werten, die ihnen auf den jeweiligen Linien konstanter Valenzelektronenkonzentration zukommen. Nun wird die Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung für alle 21 in den Abbildungen 1 und 2 auftretenden Elemente errechenbar, sobald man die Anzahl dieser Valenzelektronen für nur ein Metall fixiert. Als diesbezügliches Ausgangsmetall diene Silber, und es sei dem Silber ein einziges Valenzelektron metallischer Bindung zugeschrieben. Denn Einwertigkeit von Silber im metallischen Zustand ist anzunehmen, wenn die gemessene Metallsuszeptibilität des Silbers übereinstimmen soll mit der aus dem Elektromagnetismus und dem magnetischen Effekt der Metallionen berechneten [10]). Unter diesen Voraussetzungen errechnet sich die Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung von Mg, Zn, Cd, Al und In aus den Legierungen derselben mit Ag zu je 2 für Mg, Zn und Cd, zu 3 für Al und zu 4 für In. Die Anzahl der errechneten Valenzelektronen von Zn, Cd und Al dient nun zur Errechnung der Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung von Mn, Fe, Co, Ni, Rh, Pd, Pt, Cu und Au aus den Legierungen dieser Metalle mit Zn, Cd und Al. Dabei ergibt sich kein Valenzelektron metallischer Bindung für Fe, Co, Ni, Rh, Pd und Pt*) und

10) E. Vogt, Z. Elektrochem. 37 (1931) 461.

*) Schreibt man den Metallen der 8. Gruppe 8 Valenzelektronen metallischer Bindung zu (Mem. R. Accad. It., cl. sci. fis., mat. e nat. 3 (1932) 18), so wäre Auftreten von β-, γ- und ε-Gittern in Legierungen dieser Metalle mit Cu, Ag und Au zu erwarten, hingegen Ausbleiben dieser Gitter in Legierungen der Metalle der 8. Gruppe mit Be, Mg und den Metallen der B-Unterperioden Nach Tabelle 1 der Seite 6 treffen diese Erwartungen nicht zu.

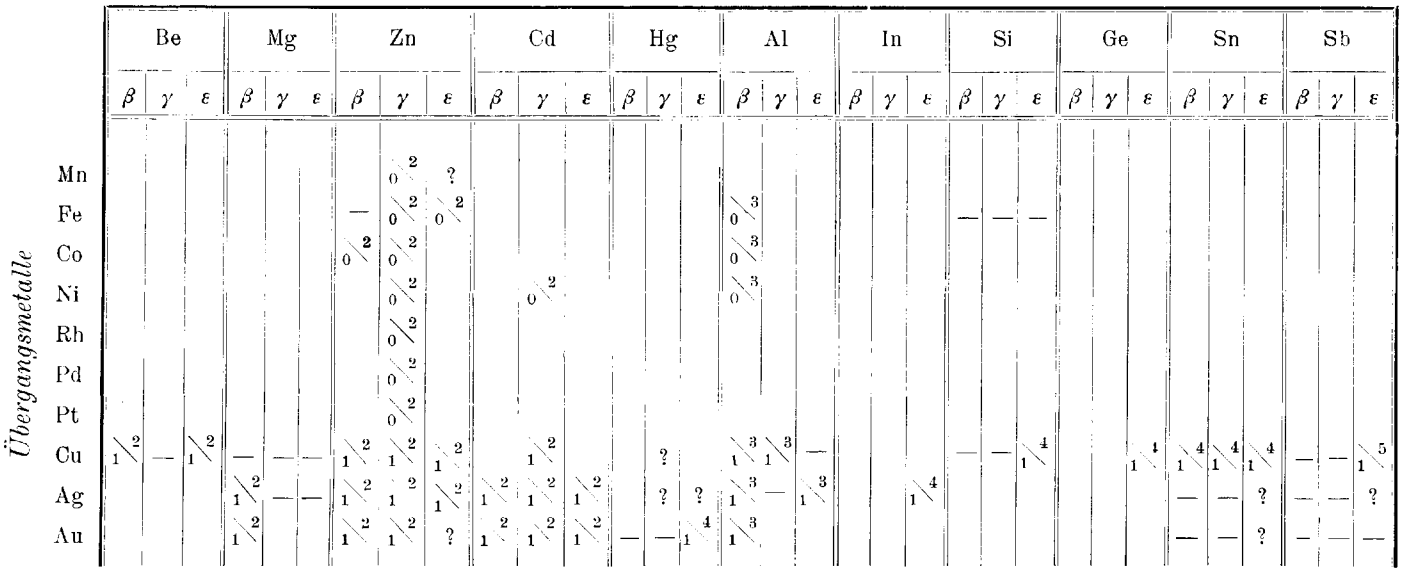
je eines für Cu und Au. Weiter ergeben sich aus den Systemen Cu-Be, Cu-Si, Cu-Ge, Cu-Sn und Cu-Sb 2 Valenzelektronen metallischer Bindung für Be, je 4 für Si, Ge und Sn, sowie 5 für Sb. Endlich würden aus dem Au-Hg-System 4 Valenzelektronen für Hg folgen. Es ist jedoch zu beachten, dass die Lagen der Homogeneitätsgebiete der Cu- und Ag-Amalgame nicht mit den Valenzelektronenkonzentrationsregeln in Übereinstimmung zu bringen sind, ebensowenig wie die Lagen der Homogeneitätsgebiete der Sn-Ag, Sn-Au- und Sb-Ag-Legierungen. Eine Übersicht über die so erhaltenen Anzahlen von Valenzelektronen metallischer Bindung gibt Tabelle 2. Ein Strich (—) kennzeichnet wiederum das Fehlen des entsprechenden Gitters. Ein Fragezeichen kennzeichnet die Undurchführbarkeit der Berechnung aus den Valenzelektronenkonzentrationsregeln wegen Verschiebung der entsprechenden Homogeneitätsgebiete. Letztere tritt ein bei 8 intermediären Phasen unter der Gesamtzahl von 52. Bei denjenigen 44 intermediären Phasen, bei denen die Rechnung durchführbar ist, erweist es sich, dass keines der Metalle eine Vielheit der Valenzelektronenzahlen metallischer Bindung zeigt, sondern in allen 3 Gittern aller Legierungsreihen ein und dieselbe Valenzelektronenzahl auftritt. Diese alleinige Valenzelektronenzahl metallischer Bindung ist gleich der Elektronenzahl des jeweiligen Elements in seiner äussersten Schale, das heisst seiner Salzvalenz für alle Metalle ohne Elektronendefekt mit Ausnahme von In und Hg. Für In ergibt sich nämlich Vier- statt Dreiwertigkeit aus der einzigen verfügbaren Verbindung Ag_3In. Desgleichen ergibt sich Vier- statt Zweiwertigkeit für Hg aus dem allein auswertbaren ε-Gitter der Au-Hg-Legierung. Unter den binären Legierungen kann somit eine Klasse von Legierungen hervorgehoben werden, deren Valenzelektronenzahlen metallischer Bindung mit den Salzvalenzen der entsprechenden Metalle systematisch übereinstimmen [11]). Es sind das diejenigen Phasen von Cu-, Ag- und Au-Legierungen mit Metallen der B-Unterperioden oder Be oder Mg, denen β-, γ- und ε-Gitter zukommen. Für Metalle mit Elektronendefekt ist die Anzahl der Valenzelektronenzahl metallischer Bindung hingegen gleich Null zu setzen, wie schon von A. Westgren und W. Ekman hervor-

11) Vgl. hierzu G. Tammann, Lehrbuch der Metallographie, 3. Auflage (1923) S. 263.

Tabelle 2.

Übersichtstabelle über die Anzahl der Valenzelektronen metallischer Bindung in β-, γ- und ε-Gittern binärer Legierungen von 10 Übergangsmetallen mit Be und Mg, sowie 9 Metallen der B-Unterperioden.

Be, Mg und Metalle der B-Unterperioden



Die Tabelle enthält alle intermediären Phasen aus den Abbildungen 1 und 2. Von diesen sind 8 intermediäre Phasen nicht im Einklang mit den Valenzelektronenkonzentrationsregeln. Diese Phasen sind durch Fragezeichen gekennzeichnet. Für die 44 intermediären Phasen, die mit den Valenzelektronenkonzentrationsregeln im Einklang sind, sind die errechneten Werte der Valenzelektronenzahlen beider Komponenten angegeben: rechts über dem Strich für Be, Mg und die Metalle der B-Unterperioden, links unter dem Strich für die Übergangsmetalle.

gehoben worden ist, d. h. die Elektronen der äussersten Schale dieser Elemente beteiligen sich-nicht am Kristallverband als Bindungselektronen des Metallgitters [12]). Beim Eintritt der Atome dieser Elemente in den Kristallverband fallen also die diesbezüglichen Elektronen aus der äussersten Schale in die zweitäusserste, die bei diesen Metallen Lücken aufweist [13]).

Zusammenfassung.

1) Aus den Valenzelektronenkonzentrationsregeln für β-, γ- und ε-Gitter wird gefolgert, dass diese Gitter als intermediäre Verbindungen nur in solchen binären intermetallischen Legierungen zu erwarten sind, deren eine reine Komponente höchstens ein, und deren andere reine Komponente mindestens zwei Valenzelektronen metallischer Bindung zum Gitteraufbau beiträgt.

2) Aus dem tatsächlichen Auftreten und Ausbleiben von β-, γ- und ε-Gittern in binären intermetallischen Legierungen wird gefolgert, dass diese Gitter als intermediäre Verbindungen in solchen binären intermetallischen Legierungen zu erwarten sind, deren eine reine Komponente ein Übergangsmetall mit Elektronendefekt oder Cu oder Ag oder Au ist und deren andere reine Komponente ein Metall der B-Unterperioden oder Be oder Mg ist.

3) Wenn man annimmt, dass den intermediären Phasen mit β-, γ- und ε-Gittern stöchiometrische Formeln zuzuschreiben sind, die den jeweiligen Linien konstanter Valenzelektronenkonzentrationen entsprechen, und dem Silber ein einziges Valenzelektron metallischer Bindung zugeordnet wird, berechnet sich die Zahl der Valenzelektronen metallischer Bindung als Null für die einen Elektronendefekt aufweisenden Atome von Mn, Fe, Co, Ni, Rh, Pd, Pt und gleich den Salzvalenzen für Cu, Ag, Au, Be, Mg, Zn, Cd, Al, Si, Ge, Sn und Sb, von den Salzvalenzen jedoch verschieden für Hg und In.

30. Oktober 1932.

Physikalisches Institut
der Universität Tartu (Estland).

12) Ark. kemi, mineral. och geol. 10 B (1930) No. 11, S. 2—3; Z. physik. Chem. B 12 (1931) 77; J. Franklin Inst. 212 (1931) 594—596.

13) U. Dehlinger, Z. Elektrochem. 38 (1932) 149.

ÜBER *SCOLITHUS* AUS ESTLAND

VON

A. ÖPIK

MIT 2 TAFELN UND 2 FIGUREN IM TEXT

TARTU 1932

K. Mattieseni trükikoda o./ü., Tartu, 1933.

Dieses Fossil, der problematische *Scolithus linearis* aus dem Unterkambrium Nordeuropas, welches in der letzten Zeit von R. Richter (1920, 1921, 1927), A. Hadding (1929) und A. H. Westergård (1931) eingehend besprochen, gedeutet und beschrieben worden ist, ist in der beigefügten Abbildung (Taf. I) sofort zu erkennen. Die aufrechten, parallel verlaufenden, dicht gepackten, geraden, aus Sandstein aufgebauten Stäbchen dieses Fossils sind als Steinkerne mehr oder weniger dünnwändiger Röhren anzusehen. Nach Richter (op. cit.) sind es Gehäuse von Würmern, welche die Lebensweise der Sandkoralle, der gegenwärtigen *Sabellaria*, führten.

Bis jetzt kannte man den *Scolithus linearis* anstehend in Europa nur in Schweden, von wo er als Glazialgeschiebe südwärts gewandert ist. Neulich hat der Verf. dieser Schrift harte Sandsteinblöcke, aus *Scolithus linearis* bestehend, auch im Glazialgeschiebe Estlands, auf Harilaid (im Nordwesten der Insel Saaremaa) gefunden. Diese Blöcke kommen entweder aus dem Gebiete der Åland-Inseln oder vom Boden der Ostsee her.

Anstehende Skolithen sind in Estland schon einmal beobachtet worden. Schindewolf (1927) nämlich berichtet darüber folgendes: „Den von Herrn Richter bereits genannten Vorkommnissen von fossilen „Sandkorallen" kann ich ein neues hinzufügen, das ich im Sommer 1923 im feinkörnigen unterkambrischen Fucoidensandstein von Rannamõis bei Reval beobachtete. Die regelmässigen, parallelen, nicht sehr dichtgedrängten und bisweilen leicht gebogenen Wurmbauten vom *Sabellarifex*-Typ treten hier im frischen Gestein nur undeutlich hervor und werden erst an den vom Glint herabgestürzten und vom Meerwasser bespülten Blöcken des Sandsteins deutlich sichtbar".

Das in der vorliegenden Schrift abgebildete Handstück stammt gerade aus der Lokalität Schindewolf's, aus Rannamõisa, ca. 12 km westlich von Tallinn. Die Steilküste ist hier aus dem unter-

kambrischen „petrefaktenleeren“ oder „Fukoidensandstein“ aufgebaut, den wir Gelegenheit hatten (A. Öpik, 1929) als *Corophioides*-Sandstein zu bezeichnen, nach dem Funde des *Corophioides erraticus* Richter. Da aber A. H. Westergård (1931) gezeigt hat, dass der ältere Name für diese U-förmige Spreitentasche *Diplocraterion parallelum* Torell ist, so muss auch der Sandstein jetzt als Diplocraterionsandstein von Narva bezeichnet werden [1]).

Es ist dies die oberste Abteilung des ostbaltischen Unterkambriums oder Estoniums, und sie wird vom transgredierenden ordovizischen Obolensandstein überdeckt. Bis jetzt ist das *Diplocraterion parallelum* nur im Osten Estlands, bei Narva, und zwar dort sehr reichlich und in grossen Exemplaren gefunden worden. Ausserdem kommt es auch östlicher, in Russland vor. So hat Hecker (1930) es in Ingermanland, am Flusse Luga, in denselben kambrischen Sandsteinen gefunden. In Westestland dagegen fehlt in diesem Niveau das *Diplocraterion* ganz, wird aber hier durch reichliches Auftreten des *Scolithus linearis* ersetzt. Dem *Diplocraterion*-Sandstein von Narva soll also als gleichzeitige Bildung der *Scolithus*-Sandstein von Rannamõisa in Westestland gegenübergestellt werden. Westlich von Tallinn kommt der *Scolithus* in allen Aufschlüssen des obersten Estoniums vor, so bei Rocca-al-Mare, Kakumägi, Tiskri, Suurop und Pakerort. Östlich von Tallinn haben wir ihn vorläufig nur bei Kunda, im Flusstal, beobachtet. Es ist dies die durch Fr. Schmidt (1897) und Mickwitz bekannt gewordene Lokalität des Unterkambriums. Dieses getrennte Vorkommen von *Diplocraterion* und *Scolithus* in gleichzeitigen Schichten hat seinen Grund vielleicht in etwas abweichenden Sedimentationsbedingungen zur Zeit des Unterkambriums in Ost- und Westestland. Nach Rüger (1923) sind solche Unterschiede in der Beschaffenheit der Sedimente tatsächlich zu erkennen, indem im Westen die

1) Karl Mägdefrau (1932) meint, dass beide Namen, *Corophioides* und *Diplocraterion*, nebeneinander bestehen können, indem *Diplocraterion* zu breiten Trichtern erweiterte Mündungen haben soll. Trichterförmige Mündungen hat *Diplocraterion lyelli* [vergl. Westergård (1931)], während *Corophioides erraticus* Richter = *Diplocraterion parallelum* Torell keine Trichter hat. Ausserdem bestimmt Richter (1926) zum Typus von *Diplocraterion* das *D. parallelum* Torell. Es ist also, entgegen der Meinung von Mägdefrau, der Name *Corophioides erraticus* durch *Diplocraterion parallelum* zu ersetzen. Daher auch die neue Bezeichnung: *Diplocraterion*-Sandstein.

Schichtenfolge sandiger wird. Allerdings handelt es sich um ganz geringe Unterschiede. Der *Diplocraterion*-Sandstein ist auf seinem ganzen Gebiete von wechselndem Charakter, indem er bald weniger, bald mehr an Toneinlagerungen enthält. Besonders sandig sind die Aufschlüsse von Rannamõisa und Kunda, welche auch den *Scolithus* geliefert haben.

Das Liegende des *Diplocraterion*-Sandsteins ist reicher an Tonlagen. Schon in der *Scenella*-Zone (vergl. A. Öpik, 1929) erscheinen regelmässige Tonlagen. Sehr tonreich ist aber die tiefere *Volborthella*-Zone, in welcher *Diplocraterion* ganz allgemein vorkommt. Hier bildet *Diplocraterion* aber keine Anhäufungen, wie im *D.*-Sandstein von Narva, auch sind seine Bauten in den *Volborthella*-Schichten entschieden kleiner. Daneben ist auch *Diplocraterion lyelli* in diesen unteren Schichten nicht selten zu finden. Daher ist es immer möglich, schon auf Grund des Vorkommens von *Scolithus* und der Grösse der *Diplocraterion*-Taschen die einzelnen Zonen des oberen Estoniums auseinanderzuhalten. Ausserdem besitzen die *Scenella*- und die *Volborthella*-Zone recht charakteristische Begleitfaunen.

Diese Ergebnisse können folgendermassen tabellarisch zusammengefasst werden:

<table>
<tr><td colspan="3">Hangendes: transgredierendes Unterordovizium (Obolensandstein).</td></tr>
<tr><td colspan="3">Hiatus: Olenus-, Paradoxides- und obere Olenellus-Schicht fehlen.</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Oberste Zone des Estoniums: Sandstein von Tiskri („petrefaktenleerer“, „Fukoiden“-, „Coro-phioides“-Sandstein).</td><td>Westliche Ausbildung: Sandsteine mit Scolithus linearis.</td><td>Östliche Ausbildung: Sandsteine von Narva mit Diplocraterion parallelum.</td></tr>
<tr><td colspan="2">Liegendes: Scenella-Zone des Estoniums.</td></tr>
</table>

Es wird hier als neue Bezeichnung für den „Fukoidensandstein“ Tiskri-Sandstein (resp. -Zone) eingeführt. Die Typlokalität ist die Steilküste beim Dorfe Tiskri, bei der Mündung des Baches Harku, ca. 10 km westlich von Tallinn. Der typische Aufschluss ist auf Taf. II, Fig. 1 wiedergegeben. Es ist somit die

oberste Abteilung des estnischen resp. ostbaltischen Unterkambriums (Estoniums) durch das Auftreten von *Scolithus linearis* Hald. und *Diplocraterion parallelum* Torell gekennzeichnet. Gleichzeitig sollen hier auch die Typlokalitäten der übrigen Glieder des Estoniums fixiert werden. Für die *Scenella*-Zone ist es die Halbinsel Kakumägi westlich von Tallinn (Kakumägi-Schichten). Als Typlokalität der *Volborthella*-Zone ist der Suhkrumägi oder Maarjamägi (= Marienberg), 4 km östlich von Tallinn, zu nennen (Maarjamägi-Schichten). Diese Lokalitäten haben Mickwitz bei Fr. Schmidt (1888) und A. Öpik (1925, 1929)



Photo A. Ö.

Abb. 1. Aufschlüsse des Estoniums an der Ostseite der Halbinsel Kakumägi, Estland. Es ist dies die Typlokalität der *Scenella*-Zone (Kakumägi-Schichten), deren dickbankige Sandsteine den oberen, steilen Teil des Kliffes bilden. Die untere, mehr geböschte Partie besteht aus tonigen Schichten der *Volborthella*-Zone (Maarjamägi-Schichten).

beschrieben. Nun sind die Aufschlüsse vom Maarjamägi ganz vermauert worden. Aber man kann die Schichten westlicher, am Pirita-Flusse, bei Lükati in mehreren Aufschlüssen studieren (Textabb. 2). Endlich muss für die *Hyolithus*-Zone, welche die tiefste aufgeschlossene Abteilung des Estoniums oder des Blauen Tones ist, ohne Zweifel als typische Fundstelle die bei Lontova gelegene Tongrube der Zementfabrik Kunda gelten (Lontova-Schichten). Da bei Kunda auch die übrigen

Abteilungen des Estoniums vorliegen, so ist es auch als Typlokalität des gesamten Estoniums anzusehen.

Die stratigraphischen Betrachtungen verlassend, kehren wir jetzt zu dem *Scolithus linearis* und dessen bester Lokalität Rannamõisa zurück. Der *Scolithus* steht hier nicht, wie in Skandi-



Photo A. Ö.

Abb. 2. Aufschluss der drei oberen Zonen des Estoniums am Pirita-Fluss bei Lükati, 6 km östlich von Tallinn. Der obere, helle Teil des Profils besteht aus lockerem Tiskri-Sandstein. Die mittlere, härtere Zone mit *Scenella discinoides* und *Mickwitzia* (Kakumägi-Schichten), aus härteren, dickbankigen Sandsteinen bestehend, ragt etwas hervor. Das untere Drittel des Profils besteht aus der *Volborthella*-Zone (Maarjamägi-, resp. Lükati-Schichten), an deren Basis hier auch *Holmia Mickwitzi* (Schmidt) gefunden wird. Es ist dies die bei Fr. Schmidt (1888) als „Lagen des blauen Tons am Koschschen Bach bei Likkat" bezeichnete Lokalität, wo Volborth seine ersten Palaeonautiliten (Volborthellen) gefunden hatte[1]). Es ist auch gegenwärtig die beste Fundstelle für *Volborthella* in Estland.

navien, in festen Sandsteinen an, sondern es sind hier besonders lockere Sandsteine, welche das Muttergestein unserer Sandkoralle

1) Der eigentliche Entdecker der Palaeonautiliten = Volborthellen war J. Chr. Pander [R. Hecker (1928)].

bilden. Abwechselnd treten wagerechte und schräge Schichtung auf, während Tonschichten nur eine untergeordnete Rolle spielen. Die horizontalen Tonlagen und vertikalen Kluftspalten haben hier eine z. T. quadrige Bankung des Sandsteins zustande gebracht, welche aber, wegen der Lockerheit des Gefüges, sehr verwischt erscheint. Kleine, durch subaquatische Gleitungen verursachte Stauchungen der Schichten vervollständigen das Bild. Der Fuss des Kliffes von Rannamõisa wird unmittelbar von den Wellen des Finnischen Meerbusens bespült. Durch die Abrasion sind hier im lockeren Sandstein kleine Brandungstore (Taf. II, Fig. 2) entstanden (vergl. F. Frech „Allgemeine Geologie IV", Teubner 1918, S. 69).

Als besonders nachgiebig sind hier die Tonlagen zu bezeichnen, da in erster Linie der ganz plastische Ton durch das bewegte Wasser aus der Fuge herausgespült wird. Ähnliche Höhlen finden sich im Tiskri-Sandstein besonders gross bei Suurop, und in grösserer Zahl — am Fusse des Kaps Pakerort, welches die am weitesten nach Westen gelegene Fundstelle des *Scolithus linearis* ist.

In diesem Sandstein bei Rannamõisa bildet *Scolithus linearis* mehrere bis über 0,5 m mächtige linsenartige Lagen und Bänke, so dass die Bezeichnung *Scolithus*-Sandstein ganz berechtigt erscheint.

Auf den entblössten Sandsteinflächen und in den Handstücken kann aber das Fossil nicht immer sofort erkannt werden. Deutlich sieht man die *Scolithus*-Stäbe eigentlich nur an Diaklasen, und eine solche Kluftfläche ist auch das von uns Taf. I abgebildete Stück. Beim ersten Blick ist man geneigt solche skulpturierte Kluftflächen als Gleitspuren zu betrachten, welche durch die vertikale Verschiebung einzelner Blöcke entstehen konnten. Dass es trotzdem sicherlich keine Gleitspuren sind, geht aus dem abgebildeten Stück hervor. Hier gehören die *Scolithus*-Stäbe nicht nur zur äussersten Kluftfläche, sondern sie wiederholen sich auch in tieferen Partien, und immer in ganz derselben Art und Weise. Man sieht dies deutlich, weil der Sandstein parallel zur Kluftfläche z. T. abgeblättert ist. Ferner trägt nur die untere Hälfte des Handstücks die *Scolithus*-Stäbe, während der obere Teil ganz frei davon erscheint. Gleitspuren müssten über die ganze Oberfläche verteilt sein. Es ist ganz klar, dass hier, Taf. I, der obere Teil einer *Scolithus*-Bank abge-

bildet ist. Die Bank wird von einer Schichtfläche abgeschnitten und durch tauben Sandstein überdeckt.

Die Gegenfläche der abgebildeten Fläche des Handstücks ist ebenfalls eine Kluftfläche und zeigt deutlich dieselbe Verteilung von Skolithen und Gestein. Die Seitenflächen des Handstücks dagegen sind mit dem Hammer hergestellt, und keine Spur der Stäbchen ist auf ihnen sichtbar. Die Skolithen finden sich also nur an den Kluftflächen, und dies konnte an jedem Stück aus Rannamõisa an Ort und Stelle festgestellt werden. Wo die Kluftspalten dichter waren, konnte man sogar bis 3 cm dicke Platten erhalten, die beiderseits die Skolithenstäbe zeigten, aber in der Richtung senkrecht zu den natürlichen Kluftflächen nichts davon erkennen liessen.

Die Prüfung mit Säure ergab, dass der Sandstein, den man ohne jegliche Mühe zwischen den Fingern zerreiben kann, dennoch etwas Bindemittel in Form von Kalkkarbonat enthält. Relativ reich an Kalk und daher auch etwas fester erscheinen die Kluftflächen. Es hat hier offenbar an den Diaklasen, welche ja die Wege des im Gestein zirkulierenden Wassers bestimmen, Kalkkarbonat sich abgesetzt. Diese Anreicherung des Kalkes geschah hier aber nicht gleichmässig, sondern selektiv, indem die latent vorhandenen Skolithen den grösseren Teil an sich rissen; so konnten die *Scolithus*-Stäbe reliefartig zum Vorschein kommen. In Gesteinspartien, welche von Diaklasen unberührt blieben und in welchen, entlang der Kluftrichtung, keine Auflockerung des Gefüges und keine klaffenden Spalten bestanden, konnte ja auch Wasser, konnte Feuchtigkeit vorhanden sein. Aber diese bewirkte jedenfalls nur die Wanderung des Kalkkarbonats zu den Klüften hin; hier verdunstete das Wasser, um den Kalk als Blüte in den Poren des Sandsteins zu hinterlassen. Der ganze Vorgang ist also nur denkbar in der Nähe der Erdoberfläche und der aufgeschlossenen Teile des Sandsteins, wo die Diaklasen als klaffende Spalten bestehen konnten. In tieferen Teilen des Anstehenden, wo alle Klüfte und Fugen geschlossen sind, können demnach die Skolithen nicht in wahrnehmbarem Zustande vorhanden sein.

Der ganze Vorgang des Auftretens der Skolithen bei Rannamõisa ist also eine Verwitterungserscheinung. Man kann den Vorgang mit der photographischen Entwicklung oder Verstärkung vergleichen, indem die latent im Gestein vorhandenen Skolithen

durch wässrige Lösung von Kalkkarbonat „entwickelt", „verstärkt" und sogar „fixiert" werden.

Dieser oben angeführten Erklärung liegt die Annahme zugrunde, dass die *Scolithus*-Stäbe im Sandstein latent bestehen, dass sie also für uns unter normalen Bedingungen, im frischen Gestein, nicht wahrnehmbar sind. Es bestehen aber sicherlich Unterschiede zwischen den Skolithen und dem anorganisch dazwischen geschichteten Sediment, und diese Unterschiede im Gefüge müssen in der besprochenen Weise die Verteilung des Kalkkarbonats bewirkt haben.

Analog der Sandkoralle *Sabellaria* (vergl. R. Richter op. cit.) bauten die Skolithen ihre Gehäuse aus Sandkörnern auf, und vielleicht diente ihnen als Bindemittel der von ihnen zu diesem Zweck erzeugte Schleim. Die Packung der Sandkörner in den Wänden der Röhren konnte dabei lockerer sein als im Muttergestein, wodurch mehr Raum für den später auszublühenden Kalk geschaffen wurde.

Der Skolithensandstein von Rannamõisa ist ein feinkörniges und fein geschichtetes Sediment, doch an frischen Stücken ist die Schichtung des Sandsteins kaum oder sogar fast gar nicht zu erkennen. Die Stücke lassen sich aber nach der Schichtung spalten, da einige Flächen Glimmer führen. Ausserdem wird die Schichtung bei angewitterten Stücken durch infiltriertes Eisenoxyd sichtbar gemacht. Skolithen im schichtigen Sediment bezeichnet H. Klähn (1932) als „*Asabellarifex*" und will sie als Grabschächte deuten. Diese Deutung ist aber bei den Skolithen aus Estland nicht verwendbar. Hier gehen die Schichtflächen regelmässig durch die Skolithenstäbe und das Muttergestein hindurch. Es war also zur Zeit der Einbettung nur noch ein Gerüst aufrechter hohler Skolithenröhren vorhanden, welches als Sedimentfalle (Quenstedt 1927) funktionierte und schichtweise mit feinem Sand ausgefüllt wurde. Ähnliches gilt offenbar auch wenigstens für einige schwedische Skolithen, wie es bei Westergård (1931) Pl. IX, Fig. 16 zu sehn ist. Es ist dies ein echter „*Asabellarifex*" mit weit voneinander abstehenden Stäben, ganz wie bei Klähn, Abb. 3. Der Text zum ersteren lautet: „Lower Cambrian. Boulder from the bottom of Kalmarsund, of Kalmar". Auch hier gehen die Schichtflächen durch die Stäbe, ganz wie bei den dichtgepackten Skolithen von Rannamõisa. Endlich ist der Skolithensandstein (resp. *Diplo-*

craterion-Sandstein) keine Dünenbildung, sondern er ist im Wasser abgesetzt worden (vergl. A. Öpik 1929), und daher sind die an sich interessanten Beobachtungen H. Klähn's in den Dünen von Warnemünde hier nicht zu verwerten. Die Möglichkeit der Existenz von Grabschacht-Skolithen bleibt dabei natürlich bestehen, deren eindeutiger Nachweis scheint aber schwierig zu sein. Zum „*Sabellarifex*" Klähn's sei noch bemerkt, dass äusserlich schichtungslose Skolithen ebenfalls eine schichtige Röhrenausfüllung bergen können und dass Grabschächte sowohl ohne Schichtung als mit Schichtung ganz gut denkbar sind.

Das beschriebene, eigenartige Vorkommen von *Scolithus linearis* im Estonium von Rannamõisa erregte in uns den Wunsch, die latenten Skolithen künstlich zu „entwickeln". Es wurden einige von den von Seitz & Gothan empfohlenen Färbemitteln in verschiedenen Modifikationen ausprobiert, aber ohne nennenswerten Erfolg. Vorläufig ist es nicht gelungen, hier der Verwitterung nahezukommen.

Schliesslich ist es doch auch ein Ergebnis, zu wissen, dass ein Sandstein, der fast ein ganzes Jahrhundert hindurch „petrefaktenleer" genannt worden ist und der im frischen Zustande tatsächlich taub aussieht, durch Verwitterung fossilführend werden kann.

Zitierte Literatur.

A. Hadding „The Pre-Quaternary Sedimentary Rocks of Sweden III. The Paleozoic and Mesozoic Sandstones of Sweden", Lund 1929.

R. Hecker „Über Volborths Palaeonautiliten", Annuaire de la Société Pal. de Russie T. VII. 1928.

R. Hecker „Über einen Rhizocoralliumfund in den Devonablagerungen des Fl. Wolchow", ibid. T. VIII. 1930.

H. Klähn „Erhaltungsfähige senkrechte Gänge im Dünensand und die „*Scolithus*"-Frage", Zeitschrift für Geschiebeforschung Heft 1. Leipzig 1932.

K. Mägdefrau „Über einige Bohrgänge aus dem unteren Muschelkalk von Jena", Paläont. Z. Bd. XIV, Nr. 3. 1932.

A. Öpik „Studien über das estnische Unterkambrium (Estonium) I—IV", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu No. 15 [Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XV, 2]. 1929.

W. Quenstedt „Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment etc.", Neues Jahrbuch für Min. etc. Beilageb. LVIII, B, S. 1027.

R. Richter „Ein devonischer Pfeifenquarzit", Senckenbergiana Bd. II, 6. 1920; „*Scolithus, Sabellarifex* und Geflechtquarzite", ibid. Bd. III. 1921; „Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie XII (Bau, Begriff und paläogeographische Bedeutung von *Corophioides*)", ibid. Bd. VIII. 1926.

R. Richter „Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer", Paläont. Zeitschrift Bd. IX. 1927.

L. Rüger „Paläogeographische Untersuchungen im baltischen Cambrium etc.", Centralblatt f. Min. etc. Nr. 4, 5. 1923.

O. H. Schindewolf, Diskussion zu R. Richter „Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer", Paläont. Z. Bd. IX, S. 237. 1927.

Fr. Schmidt „Über eine neuentdeckte unterkambrische Fauna in Estland", Mém. de l'Acad. Imp. de St.-Pétersbourg, VII^e Série, T. XXXVI, Nr. 2. 1888.

Fr. Schmidt „Exkursion durch Estland", Guide des excursions du VII^e Congrès Géol., St.-Pét. 1897.

Seitz und Gothan „Paläontologisches Praktikum", Berlin 1928.

A. H. Westergård „*Diplocraterion, Monocraterion* and *Scolithus*", Sveriges Geol. Undersökning Ser. C, Nr. 372. 1931.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Scolithus linearis Haldeman, aus dem Tiskri-Sandstein des Estoniums von Rannamõisa (Estland) Nat. Gr.

Tafel II.

Fig. 1. Typische Lokalität des Tiskri-Sandsteins (Estonium, Unterkambrium), bei Tiskri, Estland.

Fig. 2. Durch Abrasion gebildete Höhlen im *Scolithus*-Sandstein des Estoniums. Rannamõisa, Estland.



Photo A. Ö.

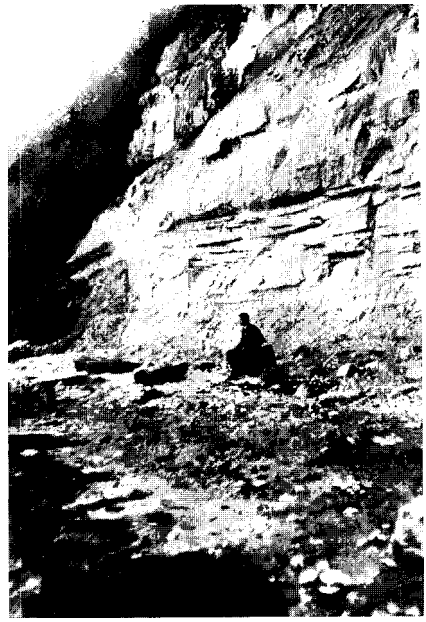




Photo A. Ö.

APERÇU GÉNÉRAL SUR LA VÉGÉTATION AUTOCHTONE DU LAUTARET (HAUTES-ALPES)

AVEC DES REMARQUES CRITIQUES SUR QUELQUES NOTIONS PHYTOSOCIOLOGIQUES

PAR

TEODOR LIPPMAA

TARTU 1933

Imprimerie K. Mattieseni tr. o/ü., Tartu 1933.

I. Introduction.

I. Préface.

Il y a quelques années une bourse de l'Université estonienne de Tartu m'a donné les moyens d'élargir mon champ d'études sur la phytogéographie. Convaincu que les études phytosociologiques ont une valeur plus grande dans les pays où l'influence de l'homme a peu changé les conditions naturelles, j'ai choisi les Alpes. Les Alpes de Suisse ont été l'objet de nombreuses recherches phytosociologiques. Les Alpes du Dauphiné ont été moins étudiées. La direction du Laboratoire de Botanique du Lautaret appartenait encore, à l'été de 1929, à mon ami très regretté le Professeur Marcel Mirande. Mon projet sur les études phytosociologiques dans les Alpes du Dauphiné fut agréé par M. Mirande, et en juillet 1929 j'étais au Lautaret. Ayant travaillé dans les montagnes de l'Altaï et dans celles de la Laponie de Norvège et de Finlande, j'y trouvai une flore ayant des affinités évidentes avec celles de ces pays-là.

Je me rappelle avec émotion les jours où, pendant mon séjour au Lautaret, M. Mirande était au laboratoire; nous passions les soirées ensemble. Hélas! Monsieur Mirande n'est plus. C'est surtout grâce aux encouragements de M. Mirande que j'ai écrit ces pages. Mais je dois aussi beaucoup à l'accueil cordial que me firent ses collaborateurs Mlle Guéraud et MM. Volut et Bonnetin.

Les études dans la nature furent poursuivies du 14 juillet au 20 septembre 1929. Je me rendis alors à Montpellier; j'y travaillai pendant deux mois à l'Institut de Botanique, dont le Directeur, M. le Professeur Pavillard me fit le meilleur accueil, mettant à ma disposition toutes les ressources de l'Institut. La vérification des déterminations préliminaires faites au Lautaret m'occupa surtout à Montpellier. J'utilisai le reste du temps à faire des excursions dans les garrigues et les lagunes des environs de Montpellier. Les précieux renseignements que m'a

donnés le professeur Flahault m'ont été fort utiles dans ces excursions. C'est grâce à lui surtout que j'ai fait mes premiers pas dans la connaissance de la riche flore méditerranéenne.

Je me rappelle avec une grande reconnaissance les charmants jours que j'ai passés à Montpellier dans le cercle phytosociologique de M. le Dr. Josias Braun-Blanquet. J'employais déjà dans mes analyses au Lautaret la méthode de M. Braun-Blanquet. Maintenant j'avais le privilège de discuter avec lui, surtout pendant les nombreuses excursions organisées par lui, les nombreux problèmes de la belle et jeune science de phytosociologie.

Je tiens à exprimer ici ma plus vive reconnaissance à M. le docteur J. Braun-Blanquet. Grâce à sa connaissance profonde de la flore et de la végétation des Alpes, il m'a été d'un secours précieux. Je remercie aussi M. le Professeur R. de Litardière (Grenoble) de quelques données relatives au climat du Lautaret. M. le Professeur Ch. Flahault a eu la grande bonté de corriger personnellement le texte français du présent mémoire. Je le prie d'accepter mes remerciements les plus dévoués.

La région du Lautaret est connue pour sa richesse floristique. On peut évaluer à 750—800 le nombre des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires qui s'y trouvent. Ce n'est pas notre rôle d'essayer de tracer ici la marche des études floristique en ce pays. Les travaux de Dominique Villars y ont eu une importance fondamentale. Il faut encore mentionner ici les noms de Mutel, Arduino, Verlot, Burnat, Beauverd, Magnin, Heim et le travail tout récent de Gina Luzzato.

Un nombre assez grand de ces 750 à 800 plantes est rare et occupe peu de place dans le tapis végétal. La valeur phytosociologique de ces espèces est donc insignifiante. D'autres ne se trouvent que dans des localités profondément modifiées par l'homme. Ces espèces-là non plus ne nous occupent pas dans cet ouvrage sur la végétation autochtone. Un certain nombre d'associations de la végétation autochtone du Lautaret sont seulement mentionnées, ou même sont tout à fait laissées de côté; nous n'avons pas trouvé au Lautaret de localités favorables pour les étudier. Nous

avons ignoré surtout les associations des plantes du bord des torrents et une partie des associations des marais alpins et subalpins. Une étude spéciale sera nécessaire pour les associations des Algues et des Lichens. Parmi les premières, il faut noter les bandes foncées (les „Tintenstriche“ de Fritsch et Diels) formées par des Cyanophycées qu'on peut observer sur les roches granitiques de Palun (rive droite de la Romanche), sur les roches du Vallon du Fontenil, etc. Grâce à M. Douin, la flore des Mousses du Lautaret est en général bien connue.

II. Les limites du terrain étudié, sa structure géomorphologique et géologique. Le climat et le sol.

Le terrain étudié se trouve dans les Hautes Alpes du Dauphiné autour du Col du Lautaret, à 28 km au nord-ouest de Briançon. Au sud, s'élèvent les chaînes septentrionales du massif du Pelvoux avec la Montagne de la Madeleine, les Pics de Combeynot, le Laurichard, le Clot Boucharet; au nord: le Pic des Trois Évêchés, la Roche du Petit Galibier, la Roche du Grand Galibier. A l'ouest et à l'est la limite est donnée par les villages du Pied du Col (ouest) et la Madeleine. Une reconnaissance a été faite dans les terrains au nord et à l'ouest du Lauzet (Plan Chevalier, Crête de la Ponsonnière, Rochers Plats du Lac Blanc, la vallée de la Ponsonnière, la Clapière, Pré Gelé; Vallon du Fontenil, Lac de Combeynot, Rocher de Guerre). En traversant la Romanche et en montant sur la rive gauche du Torrent de l'Homme, une excursion fut entreprise au Glacier de l'Homme.

Ce terrain est coupé en deux parties assez différentes pa la Guisane (affluent de la Durance) et par le torrent de Lautaret (affluent de la Romanche).

C'est le massif du Pelvoux, sauvage et plein de grandeur, avec ses splendides glaciers (Glacier du Tabuchet, Glacier de la Meije, Glacier de l'Homme, Glacier du Lautaret, etc.) qui s'élève au sud-ouest de la Romanche. Ici se trouvent les sommets les plus élevés des Alpes Dauphinoises (Grand Pic de la Meije — 3987 m, Pic Central de la Meije — 3974 m, la Meije Orientale — 3891 m, Bec de l'Homme — 3454 m). Au sud et au sud-est, c'est le massif imposant de Combeynot avec le Glacier de Combeynot. Ici les sommets les plus élevés sont les Pics de Combeynot (Sommet Est — 3145,3 m).

Cette vaste région montagneuse est formée de roches cristallines. Dans le massif du Pelvoux, c'est surtout une roche éruptive, nommée par P. Termier „Granit du Pelvoux". C'est un granit *alcalin* caractérisé par une proportion à peu près égale de potasse et de soude [1]). Cette roche est souvent laminée et gneissiforme (W. Kilian, 1919). Dans le massif de Combeynot les roches sont surtout des microgranits (P. Termier) et des aplites — formes hypoabyssiques du granit du Pelvoux.

Très différentes de ces massifs granitiques sont les parties nord et nord-est du terrain à étudier. Ces différences sont bien résumées sur la carte géologique (1901) dans les termes suivants:

„Cette feuille est divisée en deux régions géologiquement et géographiquement fort distinctes: à l'Ouest, les massifs cristallins du Pelvoux et des Grandes-Rousses, et le pays de calcaires et de schistes liasiques où se continuent, au nord de la Romanche, les plis du Pelvoux; à l'Est, la région briançonnaise, où le cristallin ancien n'apparaît pas, et où la série sédimentaire, plus complète, présente un tout autre caractère. *Entre ces deux contrées, d'aspect très dissemblable, la démarcation est faite par une bande de terrains éogènes, qui, très étroite dans le Nord et dans le centre de la feuille, s'épanouit au Sud de Vallouise: c'est la bande de Flysch*[2]) de l'Embrunais et des Aiguilles d'Arves (E. Haug), ou la zone de Flysch (P. Termier)."

Cette zone des schistes du Flysch est bien développée dans notre territoire, surtout sur la crête de Chaillol et la Côte Plaine, dans tout le terrain du Torrent de la Roche Noire et de la route de Galibier, au sud des Sestrières et sur les ponts nommés Prés Brunets. Ces schistes du Flysch sont bien feuilletés, un peu sableux, luisants, de teintes foncées. En général ils sont assez pauvres en calcaires, mais çà et là se trouvent de petits bancs de calcaires silicieux (v. Carte géologique).

Le territoire qui n'appartient ni aux roches granitiques du Pelvoux et de Combeynot, ni aux schistes du Flysch, est formé surtout par des calcaires (quelquefois dolomitiques) d'âge très différent: bancs de marbre jurassique supérieur, schistes calcareux

1) Les teneurs centésimales moyennes sont: SiO_2 76; Al_2O_3 13; Fe_2O_3 1,5; CaO 0,8; MgO 0,5; K_2O 4,5; Na_2O 3,5 (Carte topographique de l'État-Major, Briançon, carte géologique detaillée. 1901. 1:80.000).

2) Souligné par l'auteur.

et marno-calcaires du Lias, calcaires triasiques etc. Dans ce terrain calcaire, les éboulis des pentes sont bien développés et couvrent de grands espaces. Les montagnes ont souvent des formes bizarres et ressemblent à des ruines. Les plus hauts pics de ce territoire de calcaires et marbres sont: la Roche du Grand Galibier (3229 m), la Roche Colombe (3023 m).

Les dépôts glaciaires sont dévéloppés surtout dans les Combeynots. D'un grand intérêt sont les tufs calcaires d'âge pleistocène ou d'âge récent, qui se trouvent ça et là [Fliche (1904), Douin (1923 et 1927)]. Ces tufs sont importants pour notre travail, comme substratum pour certaines associations calciphiles.

Des alluvions modernes de nature torrentielle (sable, cailloux) sont bien développées autour du Lautaret.

C'est avant tout cette grande différence dans la structure géologique du pays qui rend „la région du Lautaret" si riche en espèces — „un vrai éden botanique" — mais qui d'un autre côté est la cause de ce que ce n'est pas une région phytogéographique véritable. Le Col du Lautaret se trouve justement sur la limite de deux territoires phytogéographiques, qui d'ailleurs ne nous occupent pas spécialement dans ce travail purement phytosociologique.

Mais la richesse de la flore du pays à étudier a d'autres causes encore. La grande élévation des montagnes est l'une des plus importantes, les stations les plus basses sur le territoire étudié se trouvant à 1700 m, les plus élevées atteignant plus de 3000 m. Ensuite vient comme cause importante la pénétration de certaines espèces méditerranéo-montagnardes (*Rhamnus alpina*, etc.) dans la vallée de la Guisane.

Les conditions climatiques au Lautaret sont connues seulement dans leurs grands traits. Il n'existe pas de station météorologique au Lautaret. Il va sans dire que le climat diffère beaucoup suivant l'altitude, l'exposition, etc. D'après Allix (communiqué par M. R. de Litardière), la moyenne annuelle de pluviosité au Lautaret (1881—1910) est de 1261 mm. La pluviosité est donc beaucoup moindre que p. ex. au St.-Gothard, où la moyenne annuelle à une altitude de 2100 m est de 2036 mm (Brockmann-Jerosch, 1925). Dans les stations plus élevées, la pluviosité augmente rapidement, comme le montrent p. ex. les données correspondantes de la Suisse (Brock-

mann-Jerosch, 1925). Nous pouvons supposer qu'il en est de même dans les localités correspondantes sur le terrain étudié; mais nous ignorons aujourd'hui encore les chiffres exacts.

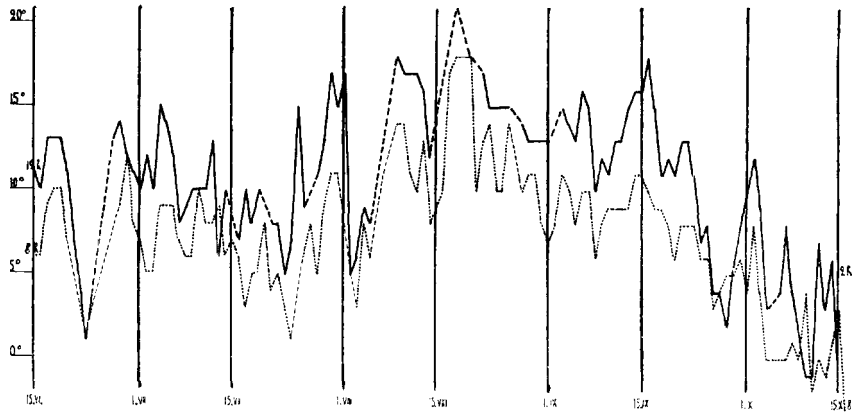


Fig. 1. La température au Lautaret à 8 heures du matin et à midi pendant l'été 1932.

Grâce à M. R. de Litardière, l'auteur a pu construire les figures 1 et 2 qui se basent sur des observations faites au Jardin Alpin pendant l'été de 1932. On voit qu'à l'altitude

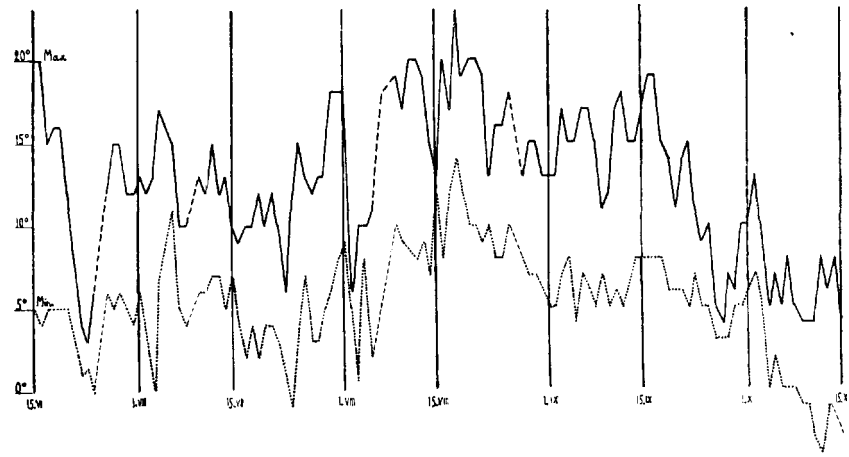


Fig. 2. Les températures minima et maxima au Lautaret pendant l'été 1932.

où dominent les prairies subalpines, la durée du temps favorable à la végétation ne dépasse pas 4 mois, et que les changements brusques de température sont de règle.

L'épaisseur de la couche de neige varie de même dans de vastes limites. A l'altitude du Col elle atteint quelquefois en hiver 1 à 2 mètres. La durée du temps favorable pour la végétation varie beaucoup dans un pays où les neiges éternelles et les glaciers sont assez répandus et où se trouvent aux basses altitudes des forêts et des prés subalpins. L'amplitude de ces variations va de 0 jusqu'à 4 ou 5 mois.

L'épaisseur de la couche de neige varie de même dans de vastes limites. Surtout les travaux de Fries et Tengwall en Suède septentrionale ont montré la grande importance de ce facteur dans la répartition des associations végétales. Sans doute, la couverture de neige est la plus grande (et la période favorable pour la végétation la plus courte) dans les associations à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea* et à *Alopecurus Gerardi*. On peut supposer de même qu'elle est assez grande dans les bruyères subalpines et les vernaies, grâce à leur situation à l'ubac Vu le caractère des stations, on peut supposer que souvent cette couverture est très mal développée dans l'association à *Elyna Bellardi*. — Nous ignorons s'il existe des données exactes sur la profondeur de la couche de neige dans les associations étudiées et sur la durée de cette couverture dans les différentes années au Lautaret.

Les facteurs climatiques sont d'une grande influence sur la végétation non seulement comme facteurs directs: la formation des sols dépend profondément du climat de la localité où cette formation se produit.

Quelques notices sur le caractère des sols au Lautaret [1]	Lautaret	Bois de la Madeleine	Montagne de Chaillol
	Association à Meum ath. et Anem. alp.	Association à Alnus viridis	Association à Sesleria caerulea
< 1 mm	61.1 %	51 %	51.5 %
$Ca(Mg)CO_3$	Très peu	Traces	Traces
pH	6.49	5.64	6.70
pH dans une solution de KCl 1 n.	5.07	4.97	5.77

1) Les analyses ont été faites dans le laboratoire pédologique de l'Université de Tartu sous la direction de M. le Professeur A. Nõmmik.

Ici, nous pouvons tracer seulement les lignes les plus essentielles qui caractérisent les sols du territoire d'étude. Dans l'étage subalpin et partiellement aussi dans l'étage alpin, les sols argilo-sablonneux presque sans humus, d'une teinte grise brunâtre à l'état frais, sont très répandus. Nous les trouvons dans des associations assez différentes: assoc. à *Sesleria caerulea*, assoc. à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*, assoc. à *Festuca spadicea*, assoc. à *Alnus viridis*, etc.

Dans un certain nombre d'associations (assoc. à *Elyna Bellardi*, assoc. à *Carex sempervirens*), le sol, dans les couches plus profondes, ne semble pas différer sensiblement des sols déjà nommés, mais il s'y trouve une couche d'humus acide (Rohhumus) plus ou moins développée. Il faut noter que le podsol, si bien développé dans les bruyères de l'Europe boréale et dans celles de la Laponie, semble y manquer complètement. La cause de cette différence remarquable n'est pas claire. Probablement elle est due en première ligne au climat relativement sec et à l'influence de la poussière riche en $CaCO_3$ et $MgCO_3$.

Un sol différent des précédents se trouve dans l'association à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea* et dans l'association à *Alopecurus Gerardi*. Ici, c'est un sol d'une teinte plus foncée (grâce à des substances organiques plus au moins humifiées) dans les couches supérieures. Le pH de ce sol nous est inconnu. Se basant sur les données de Braun-Blanquet (1926), Jenni (1926) et Lüdi (1928), on peut supposer le pH = 5—6.

III. Notions phytosociologiques.

Les études phytosociologiques sont devenues si nombreuses, surtout dans les dernières années, qu'on pourrait croire inutile de discuter dans un travail comme celui-ci les unités fondamentales de cette science. C'est pourtant tout à fait nécessaire. Les vues des auteurs des différents pays sont désespérément divergentes; et les tentatives faites pour diminuer ou supprimer ces différences ont même, dans quelques cas, augmenté les difficultés. Dans une publication récente (Lippmaa, 1931) nous avons essayé de démontrer que *les associations dans une végétation stabilisée* et non modifiée par l'homme ou quelque facteur de nature exceptionelle ou accidentelle, *sont des unités écologiques* (cf. Wangerin, 1925) composées d'un certain nombre d'espèces croissant

ensemble; car dans leur amplitude écologique, la zone commune de ces espèces est assez large pour permettre l'existence de toutes ces espèces dans certaines conditions. Mais chaque espèce ayant des limites *spécifiques* pour la contenance en eau, la concentration des sels nutritifs, pour le pH, etc., etc., il est entendu qu' ici ou là une espèce ou une autre ne peut plus exister, bien que toutes les autres espèces d'une combinaison caractéristique d'espèces peuvent encore végéter. Cela rend les limites d'une association assez incertaines en ce qui en concerne la composition floristique. Les difficultés toutes naturelles deviennent encore plus grandes quand on se rappelle que la distribution géographique des espèces qui forment une association donnée est rarement (peut-être même jamais) la même, fût-ce pour *deux* espèces. Et pourtant dans une association il y a souvent 30 à 40 espèces, ou plus encore! En face de telles difficultés, difficultés bien naturelles et dépendant entièrement de l'objet lui-même, on demandera peut-être: L'existence des associations dans la nature n'est-elle pas une illusion?

Néanmoins, quand on travaille sur un territoire qui répond aux conditions énoncées plus haut (p. 10) et qui n'est pas très étendu, on observe une régularité nette et claire: on voit des combinaisons naturelles que les phytosociologues nomment associations alternant avec une assez grande régularité, suivant les conditions d'exposition, de sol, d'humidité, etc. *Donc les associations sont des unités naturelles. Elles ont pour l'analyse de la végétation d'un pays la même importance fondamentale que les espèces dans l'analyse de la flore d'un pays donné.* Et pourtant, quelle différence immense entre ces unités analogues de la flore et de la végétation! Les premières ont des limites naturelles. Les espèces sont délimitées par la nature elle-même. Ces limites sont parfois difficiles à reconnaître, mais elles existent. Il en va autrement des associations. *Ce sont des unités d'importance locale*, pourrait-on dire, car elles ne conservent leur caractère floristique à peu près invariable que sur des territoires bien restreints.

Les espèces que, d'après Braun-Blanquet, nous nommons exclusives, électives et préférantes, sont d'une importance fondamentale pour une association. Et pourtant, pour ces espèces les règles de distribution sont les mêmes que pour les autres espèces formant l'association: chaque espèce a ses limites

spéciales. Il en résulte que l'existence d'une association de même composition floristique sur un terrain un peu étendu est en réalité impossible.

On essaiera peut-être, en raison de ces difficultés, de regarder comme appartenant à la même association seulement les parcelles avec des espèces caractéristiques tout à fait identiques. La conséquence de ce procédé serait une augmentation inouïe du nombre des associations!

Pourtant la nature elle-même nous montre le seul chemin pour établir un peu d'ordre dans ce domaine difficile et attirant.

Pour être bien développées, les associations ont besoin de *temps. Les associations sont des unités de la végétation stabilisée* (cf. Wangerin, 1915). Elles peuvent assez facilement être modifiées ou détruites par le feu, l'homme, le pâturage, etc. Dès lors il est inutile de chercher les associations là où elles ne peuvent jamais exister, par ex., sur des terrains sensiblement modifiés par l'homme. *Ce sont des unités qui conservent leur caractère morphologique principal — leur composition floristique — seulement sur des territoires assez restreints, et elles sont par conséquent très différentes des unités de la systématique, par exemple.*

Une association couvre assez rarement dans les Alpes un terrain étendu. En général (les conditions géomorphologiques, pédologiques etc. en sont la cause), les espaces recouverts d'une association quelconque alternent aves ceux des autres. On a nommé ces parcelles d'une association quelconque „individus d'association" — procédé peu heureux et maintenant à peine employé (v. aussi Vierhapper, 1926).

En analysant la végétation d'un pays favorable à une telle analyse (c'est-à-dire au moins en partie peu modifié par l'influence de l'homme), on commencera par la détermination des unités fondamentales — **associations primaires** — dans le tapis végétal non-changé et stabilisé. Dans les associations de ce type-là seulement les espèces autochtones se trouvent comme espèces caractéristiques et compagnes.

Si certaines influences destructives à la végétation autochtone sont d'une durée assez longue et d'un caractère constant, il se forme des groupements végétaux ressemblant tout à fait à des associations primaires (autochtones). Nous proposons pour ces groupements la désignation **associations secondaires**. S'ils

sont formés surtout par des espèces anthropochores (cf. Thellung, 1912), ce seront des **associations anthropochores** (p. ex. certaines associations décrites par Allorge dans le Vexin Français). Si les espèces nommées par Thellung apophytes sont d'une importance dominante, nous désignons les associations correspondantes du nom d'**associations apophytes.** Comme exemple de ce groupe, nommons les associations prairiales de l'Europe centrale et boréale, qui se sont formées sur des lieux occupés jadis par une végétation sylvestre, et où des espèces apophytes comme *Carex Goodenowii*, *Deschampsia caespitosa*, *Ranunculus acer*, etc., sont d'une importance fondamentale.

On trouvera sans doute qu'il y a plus ou moins souvent (cela dépend des conditions locales) des bandes de transition entre des associations; on peut les évaluer, mais il est inutile de les analyser spécialement. On trouve parfois certaines associations (primaires ou secondaires) sur un territoire donné seulement à l' état de fragments. En ce cas, il est nécessaire de déterminer leur origine, c'est-à-dire l'association dont elles sont des représentants incomplets.

On peut ensuite déterminer avec une exactitude complète (ou approximative) le pourcentage que les associations trouvées ont sur le terrain étudié. En plus des associations primaires et secondaires, on trouve surtout dans des pays à agriculture intense une végétation qu'on ne peut regarder comme stabilisée. Assez souvent ce sont les stades de dégradation ou stades d'évolution de telle ou telle association primaire ou secondaire. Cette végétation mérite sans doute une analyse. Mais il est certainement inadmissible de décrire des groupements de cet ordre comme associations spéciales et de les placer à côté des associations de la végétation stabilisée comme des unités de la même valeur et du même rang.

Enfin on trouvera, surtout dans des pays d'agriculture, de sylviculture ou d' élevage intense, des espaces de grandeur variable (les bords des chemins, les friches, les pâturages, les cours des villages, etc., etc.), où les groupements végétaux d'une nature accidentelle (et d'ordinaire riches en espèces anthropochores) règnent en un mélange plus ou moins accidentel. Ces groupements n'ont souvent presque aucun intérêt pour la phytosociologie.

Si nous considérons que le degré d'influence exercé par l'homme sur la végétation varie beaucoup dans les différents pays, nous devons conclure qu'il y a des pays favorables aux études phytosociologiques, et d'autres où ces études sont plus difficiles, par suite de la destruction à peu près complète des associations primaires.

La question des limites entre deux associations sur un terrain donné est importante. On s'est demandé si ces limites sont toujours bien marquées (Du Rietz) ou s'il y a aussi des associations avec des zones de transition (Kylin). Il nous semble que la vraie réponse nous est proposée par Kylin: il y a des limites tranchées, mais il y en a assez souvent de vagues. La cause de l'existence des limites n'est pas facile à déterminer dans tous les cas; mais dans une végétation stabilisée, ces limites sont déterminées surtout par un changement assez considérable dans l'habitat.

Sans doute, la lutte des espèces entre elles est aussi une cause fondamentale parmi les facteurs déterminant les limites entre les associations (Cajander). Pendant quelque temps les plantes peuvent exister même dans des conditions très différentes de leurs habitats ordinaires. Mais en présence d'un certain nombre d'espèces et d'un intervalle de temps assez long, la lutte entre les espèces intervient et chaque habitat revient peu-à-peu à sa végétation habituelle.

De quelle grandeur doit être l'espace qu'il faut analyser dans une association donnée dans chaque localité où cette association est stabilisée, sans être influencée par les associations voisines, ni modifiée par l'homme, etc.? Les travaux de Drude, Jaccard, Palmgren, Du Rietz, Nordhagen, Braun-Blanquet sur les relations existant entre le nombre des espèces et l'espace nécessaire pour leur existence dans une végétation donnée ont donné comme résultat la notion de *l'espace minimum*.

Du Rietz a basé les déterminations de ses „Minimiareale" sur l'existence supposée de catégories différentes parmi les espèces d'une association (ces groupes sont nommés: „konstante Arten", „akzessorische Arten" et „akzidentelle Arten"). Kylin, Nordhagen et d'autres ont pourtant démontré sans conteste que la différence entre ces catégories est imaginaire et qu'avec l'augmentation de l'espace analysé dans une association les espèces même considérées par Du Rietz comme accidentelles

(zufällige) deviennent peu-à-peu des espèces constantes. Or, il n'existe pas d'espace minimum basé sur les groupements d'espèces dont nous avons parlé plus haut. Braun-Blanquet base ses déterminations de l'espace minimum (= Minimalraum) sur le fait qu'avec l'accroissement de l'espace, le nombre des espèces s'accroît d'abord rapidement, puis de plus en plus faiblement.

En ce qui concerne la détermination de l'espace minimum d'après la méthode de Braun-Blanquet à l'aide de courbes montrant le nombre des espèces et l'aire occupée correspondante (Art-Arealkurve), nous proposons un changement. Ce changement se base essentiellement sur le classement des espèces formant une association quelconque en espèces caractéristiques (exclusives, électives, préférantes), compagnes (= indifférentes) et accidentelles (= étrangères). Or, il nous semble *que pour la détermination de l'espace minimum les espèces accidentelles ne doivent pas êtres comptées.* Ce petit changement a des conséquences assez considérables, car *les déterminations de l'espace minimum* d'après cette modification de la méthode *nous ont donné le fait remarquable que dans une association quelconque, d'une certaine étendue le nombre des espèces devient constant* (voir Lippmaa, 1931). Les déterminations exécutées dans ce sens au Lautaret parmi les associations diverses nous ont fourni les chiffres suivants:

	Espace minimum	Nombre des espèces sur l'esp. min.
Stade initiale stabilisée de la variation subalpine de l'assoc. à *Carex sempervirens*	50 m^2	40
Assoc. à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*	8 m^2	52
Assoc. à *Trichophorum caespitosum* . .	2 m^2	14

Dans les études morphologiques concernant les associations, les notions de *fréquence* et de *constance* ont une importance assez grande. Il nous semble nécessaire d'essayer de donner ici une délimitation claire de ces notions pour éviter des confusions possibles. D'après Braun-Blanquet et Pavillard, la *fréquence* „est une notion statistique". „La fréquence d'une espèce s'exprime alors par le rapport (en %) entre le nombre des aires-échantillons, de dimensions égales mais restreintes (0.25 m — 1.0 m), qui la contiennent et le nombre total des aires

analysées dans le même individu d'association." Quels facteurs influencent la fréquence en la rendant plus grande pour une espèce donnée? Il est clair que ce sont tous ces facteurs qui peuvent augmenter la chance pour cette espèce de se trouver dans beaucoup d'aires-échantillons. Ces facteurs favorables sont: (1) un grand nombre d'individus, (2) une dominance (Deckungsgrad) considérable des individus de l'espèce donnée et (3) l'homogénéité de la dispersion des individus sur le terrain examiné (Romell 1920, Nordhagen 1922, 1928, Kylin 1926). La fréquence est donc une résultante de trois facteurs. Chez deux espèces, le même pourcentage de fréquence peut avoir des causes très différentes. Il nous semble que cela diminue de beaucoup l'utilité de cette notion et que les déterminations de la fréquence sont peu utiles. Dans les travaux monographiques qui s'occupent tout spécialement d'une association quelconque, on préférera toujours déterminer avec une approximation nécessaire les facteurs fondamentaux: le nombre des individus, le recouvrement et l'homogénéité de la dispersion, et non la fréquence, leur résultante peu significative. La *constance* (Braun-Blanquet et Pavillard: présence) est bien différente de la fréquence. Elle se base uniquement sur le fait d'existence ou d'absence de telle ou telle espèce dans un certain nombre de relevés de la même association. Si nous considérons les étendues relativement grandes des aires examinées pour chaque relevé et le fait que pour les déterminations de la constance seulement le fait de présence ou d'absence dans le relevé est d'importance, on doit conclure que la constance d'une certaine espèce dans une association dépend uniquement de l'homogénéité de la répartition de cette espèce dans cette association.

On a basé la détermination de la constance sur l'existence prétendue d' „individus" d'association. D'après Braun-Blanquet et Pavillard, „la présence (= constance) s'établit d'après l'existence ou l'absence d'une espèce dans tous les individus étudiés d'une association déterminée"; „... elle repose entièrement sur la notion d'„individu" d'association". Nous avons vu que la notion „individu" d'association ne peut pas être maintenue. Comment alors déterminer la constance d'une espèce donnée dans une association déterminée?

Le procédé suivant paraît absolument naturel. On détermine d'abord l'étendue (Areal) de l'association à étudier.

On distribue les aires à analyser avec toute l'homogénéité possible sur l'étendue de l'association. *Le nombre* des aires à analyser dépend uniquement, si nous laissons de côté les considérations d'ordre pratique, de l'exactitude avec laquelle nous nous proposons de déterminer la constance.

C'est un mérite de Nordhagen et de Lüdi de distinguer la constance locale de la constance générale. La détermination de la constance générale est pour un investigateur seul une tâche difficile. Nous pouvons fonder plus d'espoir dans la collaboration des phytosociologues de pays différents. Ce qu'un investigateur détermine dans son territoire à étudier, c'est la constance locale [ou même la constance de localité (Bestandeskonstanz d'après Lüdi)].

La constance locale et la dominance moyenne des espèces dans les associations d'un territoire étudié sont la base pour la détermination de la *fidélité locale* (Gesellschaftstreue) de toutes les espèces dans chacune des associations. Les tableaux comparatifs nécessaires pour ces déterminations prennent beaucoup de temps, mais ils sont un excellent moyen pour approfondir nos connaissances autécologiques et synécologiques. Ici, la méthode de Braun-Blanquet est de beaucoup supérieure aux méthodes employées dans le Nord de l'Europe (Nordhagen, Du Rietz). S'il est souvent difficile de discerner sans études très approfondies p. ex. les électives des préférantes, il n'en est pas ainsi pour les grands groupes des espèces *caractéristiques* (exclusives + électives + préférantes), *compagnes* et *étrangères*. Les tableaux comparatifs basés sur un nombre suffisant d'analyses le rendent assez facile.

Il est bien connu que les phytosociologues de l'Europe du Nord, surtout Nordhagen et Du Rietz, ont sur l'importance des espèces caractéristiques dans les associations végétales une opinion très différente de celle de Braun-Blanquet. Nordhagen souligne à plusieurs reprises dans son excellent ouvrage sur la végétation à Sylene *l'absence absolue d'espèces caractéristiques dans les associations étudiées*, et base ses associations entièrement sur la constance et la dominance des espèces („Sogenannte Charakterarten fehlen den meisten Assoziationen des untersuchten Gebietes vollständig. Die Assoziationsdiagnose muss deshalb auf Konstanz und Dominanz basiert werden"). Or, le procédé de Nordhagen semble être très différent de celui de

Braun-Blanquet, qui discerne les associations surtout par les espèces caractéristiques, et considère ces dernières comme l'élément essentiel. *Mais n'oublions pas que d'après* Braun-Blanquet *et les auteurs polonais* Szafer et Pawłowski *les déterminations de la fidélité chez les espèces caractéristiques électives et préférantes se basent exclusivement sur la constance et la dominance.*

Donc, s'il n'y a pas dans les associations du „Sylenegebiet" d'espèces caractéristiques exclusives, il y a, comme le montre d'ailleurs très bien une analyse attentive du traité de Nordhagen, beaucoup d'espèces qui dans la terminologie des phytosociologues de Montpellier sont des espèces caractéristiques électives ou préférantes. Par conséquent, les associations du Nord de l'Europe ne présentent nullement dans leur organisation les différences fondamentales que leur attribuait Nordhagen (1928, p. 90) qui se base sur l'absence prétendue des espèces caractéristiques.

Nous avons vu que les associations sont des groupements mûrs (stables) composés d'un certain nombre d'espèces dont l'écologie a assez de traits communs pour permettre aux espèces en question d'exister ensemble. Elles sont caractérisées par leur composition floristique (les espèces caractéristiques et compagnes) et par leurs habitats. Les derniers sont la cause principale qui, avec la concurrence des espèces entre elles, fait de la flore d'un pays les associations de ce pays. Certaines irrégularités dans la dispersion des espèces d'une association, même sur un territoire assez limité, qui se manifestent dans les différences floristiques etc. existant entre les divers relevés d'une association dépendent surtout de *l'accident* — facteur important déterminant souvent la distribution des végétaux.

L'habitat avec ses conditions écologiques et les caractères autécologiques de chaque espèce de la flore en question est la base principale sur laquelle se forment les associations. Une association donnée peut exister seulement dans certaines conditions. C'est un fait très important et remarquable que jusqu'ici nous ne connaissons aucune association qui se trouvant dans des habitats nettement différents conserve dans toutes ses strates la même composition.

Or, on en déduit que *la classification des associations, unités écologiques, doit être écologique* et se baser sur l'habitat (Fla-

hault, Warming, Däniker 1928). Les espèces dont les associations se composent, les caractéristiques et les compagnes, sont à un degré plus ou moins grand des indicatrices pour évaluer les conditions écologiques d'un habitat avec la végétation stabilisée. Bien que cette évaluation préliminaire doive être confirmée ou infirmée par l'étude même des facteurs écologiques de l'habitat pour être valable, elle a une grande importance pratique.

Il est clair que dans une classification écologique naturelle, les associations ayant de grandes affinités floristiques se trouvent en voisinage. Si on dit, qu'une telle classification est une tâche difficile, et que, par exemple, dans le système donné par Warming-Graebner dans leur „Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie", souvent des associations qui doivent se trouver tout près sont separées etc., nous répondons que c'est le sort de tous les systèmes „établis sur le papier"; car les relations sont souvent si compliquées que les deux dimensions n'y suffisent pas et qu'on doit les donner dans l'espace. Combien de travail a coûté le système taxonomique des plantes! Et combien on y a encore à faire pour réussir à bien exposer les données relatives à la morphologie des espèces! Il nous semble qu'il en sera de même avec un système écologique bien établi des associations.

Pourtant les bases sur lesquelles on doit construire ce grand édifice doivent être examinées soigneusement, car il y a une autre façon de voir qui veut arriver à un système des associations en se basant uniquement sur les caractères floristiques des associations à classer. Braun-Blanquet et W. Koch ont posé les bases et proposé des exemples pour une telle classification. En supposant que cette méthode de classification est bien connue de tous les phytosociologues, nous insistons seulement sur les raisons qui nous empêchent de l'admettre.

D'abord les associations sont, à n'en pas douter, des unités écologiques où les *particularités écologiques* des espèces déterminent celles qui peuvent croître ensemble. Il n'est peut-être pas inutile de dire que dans la formation des associations la valeur systématique des espèces n'a aucune importance. C'est sûrement l'habitat qui réunit et tient ensemble les „combinaisons caractéristiques des espèces". Chaque espèce étant un „indicateur écologique", le système floristique lui-même est au fond un système plus ou moins écologique. Alors *les alliances et*

les ordres ne doivent pas se baser sur l'existence d'affinités floristiques, mais sur les affinités écologiques entre les associations.

Or, dans une *alliance écologique*, nous réunissons des associations qui en leur écologie (conditions de l'habitat, formes biologiques etc.) sont étroitement liées; mais dans des cas extrêmes elles peuvent différer floristiquement au point qu'il n'y ait dans deux associations de la même alliance aucune espèce commune parmi les espèces caractéristiques, compagnes et étrangères. Comme exemple, mentionnons les associations des hautes montagnes du globe qui se trouvent sur des lieux où la saison favorable est réduite par les conditions climatiques et géomorphologiques à 1 ou 2 mois à peu près, et où se trouvent, dans les Alpes, les Carpathes et le nord de l'Europe, les associations à *Salix herbacea*. Ces associations diffèrent déjà beaucoup en Europe (dans les Pyrénées, les Alpes, la Tatra et les montagnes scandinaves). On connaît peu les associations correspondantes sur les grandes chaînes d'Asie et de l'Amérique. Mais quelques faits établissent qu'il y existe des associations de même ordre écologique différant profondément des associations européennes au point de vue floristique (voir p. ex. les données fragmentaires sur les „Schneetälchen" sur l'Ararat dans Rübel, Pfl.-Gesellsch. d. Erde).

Un système quelconque est fondé s'il exprime bien les relations existant entre les objets à classer et s'il donne une vue générale claire de ces objets. Examinons de ce point de vue le système des associations donné par W. Koch. Nous prenons ici de son bon travail „Die Vegetationseinheiten der Linthebene" seulement les „Potametalia":

	Parvopotameto-Zannichellietum tenuis
	Potametum panormitano-graminei
Potametalia Potamion eurosibiricum	Potametum nitentis
	Potameto perfoliati-Ranunculetum fluitantis
	Myriophylleto verticillati-Nupharetum

Comme le montre une analyse attentive des données de W. Koch sur ces associations, elles sont si différentes dans leur composition floristique *qu'aucune espèce ne se trouve en commun dans toutes les associations de „Potamion eurosibiricum"*. Parmi les 47 espèces et variétés données pour les cinq associations, on en trouve 37 qui sont données comme caractéristiques ou comme compagnes et étrangères et qui ne se trouvent que dans une seule des cinq associations. Des espèces communes se trouvent

à la fois d'ordinaire dans deux associations; deux espèces seulement se trouvent dans trois.

Comment arriver dans ce cas-là, en se basant objectivement sur la composition floristique de ces associations, à la notion „Potamion eurosibiricum"? Cela nous semble tout-à-fait impossible, bien que dans toutes ces associations se trouvent des espèces du genre Potamogeton. Donc, le „Potamion eurosibiricum" se base en réalité sur les formes biologiques dominantes des hydrophytes de ces cinq associations et sur les affinités certaines des habitats. Dès lors l'alliance de Potamion eurosibiricum ne se base pas sur la parenté floristique des associations nommées; c'est un „système écologique masqué". Nous nous bornons à citer cet exemple. Il sera facile d'en trouver d'autres dans les travaux où on a réuni dans des alliances un certain nombre d'associations sur la même base.

Il reste enfin à discuter en quelques mots la question du climax (groupement climatique final) et des groupements permanents. En Amérique, c'est F. E. Clements surtout qui a développé dans des publications nombreuses les idées sur les „climax formations" et „serial communities". Les premières sont „the product of climate and are controlled by it. Each formation is the highest expression of vegetation possible under its particular climate, and hence it is also termed a climax". Mais d'après Clements, non seulement la végétation stabilisée, mais aussi les séries successionales se rattachant génétiquement au même groupement climatique final sont aussi „an integral part of the climax". Braun-Blanquet et Pavillard nomment ces séries ensemble avec le groupement climatique final le „*climax complex*". Pour eux, le climax est seulement le groupement climatique final.

Si les „climax formations" dépendent avant tout du climat, d'après Clements les „serial communities" dépendent surtout des conditions édaphiques. Pour indiquer ces différences, Clements propose de ne nommer „*associations*" que certaines unités phytosociologiques appartenant aux „climax formations". Quant aux unités analogues des groupements édaphiques (serial communities), il les nomme „*associes*".

Ces idées sur les associations dépendant du climat et sur celles qui dépendent du sol ont été accueillies avec faveur surtout par les phytosociologues de Suisse.

Bien que ces idées permettent des généralisations très intéressantes et qu'elles aient beaucoup contribué à l'élan puissant de la phytosociologie, il nous semble que la classification des *associations stabilisées* en deux groupes: édaphiques et climatiques n'est pas assez objective et qu'il vaut mieux renoncer à cette subdivision. Incontestablement, les conditions climatiques de l'habitat sont d'une importance très grande pour toutes les associations. Il en est sans doute de même des caractères édaphiques.

Les associations stabilisées qui se trouvent sur des sols climatiques ne diffèrent dans leur structure des associations stables sur des sols non-climatiques que par l'étendue relativement beaucoup plus grande qu'ils couvrent dans des pays dont la végétation est en état à peu près vierge. Ce qu'on nomme le climax dans la végétation vierge d'un territoire quelconque c'est l'ensemble de ces associations parmi les groupements permanents (= Dauergesellschaften) qui couvrent le plus d'espace sur ce territoire-là. D'ailleurs, nous revenons à plusieurs reprises sur cette question importante dans la partie spéciale de ce mémoire.

Nous terminons ces remarques par la définition suivante: *Les unités fondamentales de la phytosociologie sont des associations, groupements stabilisés et homogènes avec une composition floristique définie et certaines conditions d'habitat.*

II. Associations alpines.

A. Associations alpines à tapis végétal ouvert.

Un coup d'œil jeté sur la feuille du Lautaret de la carte du Service Géographique de l'Armée nous montre nettement la grande étendue des terrains rocheux et des éboulis sur le territoire étudié. Surtout l'étage alpin supérieur du massif de Combeynot et des grandes chaînes du nord, du nord-ouest et du nord-est (le Pic des Trois Évêchés, le Pic Blanc du Galibier, la Roche du Petit Galibier, la Roche du Grand Galibier et la Roche Colombe en sont les sommets les plus elevés) se composent presque entièrement d'éboulis, de pierriers et de roches. Sur de grandes étendues on ne voit que le désert pierreux et monotone des éboulis et les formes bizarres des roches alpines de couleur assez diverse.

Dans ces conditions les possibilités pour l'existence des plantes des éboulis et des chasmophytes doivent être assez favorables.

Les associations des chasmophytes sont très différentes suivant l'altitude à laquelle elles se trouvent. Une association d'un intérêt tout spécial est l'association à *Androsace helvetica* (l'Androsacetum helveticae de Lüdi et Braun-Blanquet), bien que cette association soit assez mal développée au Lautaret. Elle ne se trouve ici qu'à des altitudes considérables. Au Col Termier, à une altitude de 2900 m, et entre le Col de Laurichard et le Roc Noir de Combeynot (alt. 2850 m), on a trouvé des fragments caractéristiques de cette association composés d'*Androsace helvetica* (L.) Gaud. (Col Termier), *Androsace pubescens* DC. (Combeynot), *Artemisia Genipi* Weber, *Saxifraga exarata* Vill., *S. oppositifolia* L., *Potentilla frigida* Vill. (Combeynot) et d'autres espèces. Comme le montre cette énumération, le facies de l'association à *Androsace helvetica* au Lautaret diffère sensiblement dans sa composition floristique des facies de cette association décrits pour les Alpes centrales par Braun-Blanquet (1926). Il y a seulement quelques espèces communes, parmi elles l'espèce caractéristique exclusive: *Androsace helvetica*.

L'altitude considérable à laquelle se trouve l'association en question a pour conséquence une forme particulière chez les espèces qui la constituent. Ce sont surtout les Androsaces à coussinet compact qui sont bien adaptées à la vie dans les conditions extrêmes qui règnent dans ces habitats exposés au vent et au soleil, et où la couverture de neige manque souvent même en plein hiver (Schröter, 1926). Çà et là on trouve de petites touffes d'une végétation non purement chasmophytique, qui s'est développée là où entre les pierres et les roches on observe une accumulation des produits de la décomposition mécanique et chimique de la roche mêlés avec les restes plus ou moins décomposés des plantes. Les habitants caractéristiques de ces endroits sont *Eritrichium nanum* (All.) Schrader (Col Termier, Pics de Combeynot), *Saxifraga bryoides* L., *Silene acaulis* L., *Chrysanthemum alpinum* L., *Alsine sedoides* (L.) Kittel, *Saxifraga oppositifolia* L., *Festuca violacea* Gaud., *F. Halleri* All. et d'autres. Au point de vue phytosociologique, ce sont des fragments et des mélanges d'associations diverses.

Dans l'étage alpin au Lautaret les roches nues et surtout les éboulis mouvants ou fixés presque sans végétation ont une étendue énorme; dans l'étage alpin supérieur, ils dominent absolument.

Deux associations sont très caractéristiques pour ce désert pierreux de l'étage alpin supérieur au Lautaret; ce sont: *l'association à Arabis caerulea et celle à Oxyria digyna.*

La première se compose surtout d'espèces calciphiles, la seconde d'espèces neutres ou calcifuges. Néanmoins les transitions et les mélanges sont assez fréquents, ce qui s'explique par le caractère de la région du Lautaret, où les sols calcaires et les sols granitiques sont d'une étendue presque égale.

L'association à Oxyria digyna est sans doute bien répandue, surtout dans le massif de Combeynot où elle habite les éboulis granitiques fixés et les dépôts morainiques. Comme exemple, on peut mentionner la composition floristique d'un cas de cette association près du glacier de Combeynot, à l'altitude de 2580 m

Espèces caractéristiques locales.		Linaria alpina (L.) Mill.	+.2
Oxyria digyna (L.) Hill.	+.2	Hutchinsia alpina (L.) R. Br. . .	+.2
Poa laxa Haenke	+.1	Arabis alpina L.	+.2
Cerastium uniflorum Clairv. . . .	+.2	Saxifraga bryoides L.	+.2
Saxifraga oppositifolia L.	+.2	Cardamine resedifolia L.	+.1
Compagnes.		Silene acaulis L.	+.2
Chrysanthemum alpinum L. . . .	1.2	Poa alpina L.	+.1
Ranunculus glacialis L.	+.1	Eritrichium nanum (All.) Schrad.	1.2

Comme le montre une comparaison de ce relevé avec les relevés d'Oxyrietum digynae de Lüdi (1921), Braun-Blanquet (1926), Jenny-Lips (1930) et d'autres auteurs, notre association au Lautaret y correspond parfaitement. Elle a même quelques espèces communes avec l'association à *Oxyria digyna* et *Papaver Burseri* des montagnes de la Tatra (Pawłowski et Stecki, 1927).

En ce qui concerne l'autécologie d'*Oxyria*, nous renvoyons aux données très intéressantes de Schröter (1926) et Hess (1909).

L'association à Arabis caerulea (Arabidetum caeruleae de Braun-Blanquet (1926) et de Jenny-Lips, le sous-type à *Rumex nivalis* du Thlaspeetum de Lüdi, „Schneetälchen auf Kalk" de Brockmann-Jerosch p. p.), analysée au Col de la Charrat

à l'altitude de 2600 m. (exposition SOS, inclin. 15°) sur une aire échantillon de 100 m², a la composition suivante:

Association à Arabis caerulea.	Col de la Charrat 2600 m. 15°, SOS.
Arabis caerulea All.	+.1
Taraxacum officinale Weber ssp. alpinum (Hoppe) Chenevard	+.1
Doronicum grandiflorum Lam.	+.2
Chrysanthemum alpinum L.	1.2
Alchemilla glaberrima Schmidt	+.2
Achillea nana L.	1.2
Cirsium spinosissimum (L.) Scop.	+.1
Poa alpina L.	+.1
Plantago alpina L.	+.1
Sedum alpestre Vill.	+.2
Sagina Linnaei Presl.	+.1
Epilobium alpinum L.	+.2
Campanula Scheuchzeri Vill.	+.2
Veronica alpina L.	1.2
Hutchinsia alpina (L.) R. Br.	(+)
Arabis alpina L.	(+)
Saxifraga androsacea L.	(+)
Trifolium Thalii Vill.[1])	2.2
Leontodon montanus Lam.	+.1
Androsace carnea L.	+.1
Gnaphalium supinum L.	+.2
Festuca violacea Gaud.[1])	2.2
Trifolium badium Schreb.	+.1
Soldanella alpina L.	+.1
Fissidens bryoides (L.) Hedw.	+.2

Cette association, qui, d'après Braun-Blanquet, habite les bords des taches de neige, les dépressions et les dolines dans l'étage alpin supérieur (entre 2400 m et 2700 m) des terrains calcaires des Alpes centrales, se trouve au Lautaret dans les mêmes conditions. Seulement la limite inférieure de l'association à *Arabis caerulea* est plus haute au Lautaret (2550 m environ). L'écologie de cette association ressemble à celle des prés à neige (v. plus bas) en ce qui concerne la couverture de neige hivernale, comme l'a déjà signalé Brockmann-Jerosch (1907) en rangeant les peuplements à *Arabis caerulea*,

1) Espèces caractéristiques de l'association à *Festuca violacea* et *Trifolium Thalii* qui se développe d'ordinaire de l'association à *Arabis caerulea* (Braun-Blanquet, 1926).

Hutchinsia alpina etc. dans son „Schneetälchen auf Kalk", et comme l'affirme formellement Jenny-Lips (1930). Seulement le sol y est neutre ou basique (d'après Braun-Blanquet et Jenny 1926 le pH = 6.9), riche en calcaire et, grâce aux particularités du sous-sol, bien drainé.

Tableau 1.

Association à Trisetum distichophyllum et Doronicum grandiflorum.	1 Torrent de Rif 2360 40° SO 100 m²	2 Roche Noire 2680 35° SO 100 m²	3 Les Anrichaur 2500 45° SSO 100 m²	4 Mont.de Chaillol 2500 — SE 100 m²
Espèces caractéristiques locales.				
Trisetum distichophyllum P. de Beauv. .	1.1	+.2	1.2	—
Doronicum grandiflorum Lam.	1.1	1.1	+.1	+.1
Galium helveticum Weig.	+.2	+.2	+.2	+.2
Crepis pygmaea L.	+.1	—	1.1	—
Poa cenisia All.	—	+.2	+.2	+.2
Adenostyles leucophylla Rchb.	—	—	—	2.1—2
Compagnes.				
Chrysanthemum alpinum L.	+.2	1.2	+.2	—
Achillea nana L.	+.2	1.2	—	+.2
Poa alpina L. v. vivipara L.	1.1	+.2	—	+.2
Taraxacum officinale Weber ssp. alpinum (Hoppe) Chenevard	+.1	+.1	—	—
Ranunculus glacialis L.	—	—	+.2	1.1
Linaria alpina (L.) Mill.	—	+.2	—	+.1
Campanula Scheuchzeri Vill.	+.2	+.1	—	—
Silene inflata Sm. ssp. alpina (Lam.) Schinz et Keller	1.2	—	+.1	—
Anemone baldensis L.	—	+.1	—	+.1
Leontodon hispidus L. v. pseudocrispus Schultz Bip.	—	+.1	+.1	—
Cerastium arvense L.	—	(+)	+.2	—
Douglasia Vitaliana (L.) Pax	—	(+)	+.2	—
Valeriana montana L.	+.2	—	—	—
Festuca violacea Gaud.	—	+.2	—	—
Cirsium spinosissimum (L.) Scop.	—	1.1	—	—
Sieversia reptans (L.) R. Br.	—	—	—	+.1
Rumex scutatus L.	+.2	—	—	—
Arabis alpina L.	—	—	—	+.2
Adenostyles alpina Bluff et Fingerh. . .	+.1—2	—	—	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Senecio incanus L. (1), *Solidago virga-aurea* L. ssp. *alpestris* (Waldst. et Kit.) Gaud. (1), *Senecio Doronicum* L. (1), *Ranunculus montanus* Willd. (2), *Myosotis alpestris* Schm. (4), *Armeria alpina* Willd. (4), *Euphorbia Cyparissias* L. (4), *Epilobium Fleischeri* Hochstetter (1), *Hieracium staticaefolium* All. (1).

Sur les pentes raides d'éboulis plus ou moins mouvants dans l'étage alpin au Lautaret, l'association à *Arabis caerulea* est remplacée par *l'association à Trisetum distichophyllum et Doronicum grandiflorum.* Les espèces caractéristiques de cette association sont *Trisetum distichophyllum* P. B., *Doronicum grandiflorum* Lam., *Galium helveticum* Weig., *Crepis pygmaea* L., *Poa cenisia* All. Un nombre assez grand d'espèces s'ajoute à celles-ci (v. le tableau 1). Parmi ces dernières *Achillea nana* L., *Chrysanthemum alpinum* L. et *Poa alpina* L. sont des éléments très constants. Grâce au nombre considérable d'espèces à fleurs grandes et colorées, cette association est une des plus attirantes de l'étage alpin.

Elle se trouve dans les Alpes partout où il y a des éboulis calcaires ou schisteux dans l'étage alpin; elle est nommée par la plupart des auteurs association à *Thlaspi rotundifolium* (Thlaspeetum rotundifolii), comme le montre une comparaison des données du tableau 1 avec les relevés et descriptions de Lüdi (1921), Braun-Blanquet (1926), Gams (1927) et Jenny-Lips (1930). Notons que Gams (1927) distingue dans la végétation dont il est question, un Trisetetum distichophylli et un Poetum cenisiae.

Les plantes des éboulis et des pierriers alpins ont été bien étudiées en ce qui concerne leur autécologie, surtout par Hess (1909), Quarles van Ufford (1909), Schröter (1925) et Jenny-Lips (1903). Les conditions sous lesquelles se trouvent les plantes des pierriers fixes et celles des pierriers mobiles diffèrent fondamentalement. En particulier, dans les éboulis et pierriers mobiles ne peuvent exister que les espèces capables d'un renouvellement facile des organes végétatifs aériens ou les espèces capables de résister à l'action destructive du sol mouvant et à la chute éventuelle des pierres. Pour mieux exposer les moyens différents employés par les plantes des éboulis dans la lutte avec les facteurs destructifs nommés, Schröter a donné une classification expressive contenant des „Schuttwanderer", „Schuttüberkriecher", „Schuttdecker", „Schuttstrecker", „Schuttstauer". Une classification toute récente basée surtout sur les systèmes des formes biologiques de Raunkiær et Warming est donnée par Jenny-Lips (1930).

La capacité des plantes des éboulis de fixer le sol est sans doute très importante pour le développement de la végétation.

Surtout avec l'immigration de *Festuca violacea* le pourcentage du sol couvert par des plantes augmente rapidement.

Pourtant dans l'étage alpin (surtout dans l'étage alpin supérieur) les associations décrites sont très constantes. Nos observations sont tout à fait d'accord avec les données de Braun-Blanquet (1926) et de Jenny-Lips (1930). Comme eux, nous regardons les associations en question comme des groupements végétaux stables. Le terrain occupé sur un territoire donné par chacune de ces différentes associations se modifie sans doute en un temps assez long. Ici par la chute des roches il se forme un nouvel éboulis, et peu à peu l'association correspondante gagne du terrain. Ailleurs s'établit la lutte entre les plantes des éboulis et celles des autres associations qui n'existent que sur un sol plus ou moins fixé. Mais cette lutte ne prend une tournure favorable pour les plantes formant un tapis végétal ininterrompu que là où le caractère des pentes le permet, et où les conditions climatiques sont favorables pour ces plantes-là. Toujours est-il qu'il y avait et qu'il y aura dans les hautes Alpes du Lautaret assez de places favorables à l'existence de chacune de ces associations, et nous devons les regarder comme des groupements permanents.

B. Associations à tapis végétal continu.

La végétation chasmophile et les associations des éboulis sont à peu près la seule végétation phanérogame dans l'étage alpin supérieur sur le terrain étudié. Çà et là on voit des taches de végétation ininterrompue qui sur les pentes est d'une couleur vert-fané ou brunâtre. C'est *la steppe des neiges.* Quelquefois ces taches, formées surtout par *Elyna Bellardii* et *Carex curvula,* ont une étendue assez considérable et couvrent des centaines ou même des milliers de mètres carrés. Sur les plaines et dans les dépressions où la neige se conserve le plus longtemps, cette végétation est remplacée par une autre d'un vert foncé et pur, parfois d'un vert bleuâtre: c'est *le pré à neige.*

La steppe des neiges.

La steppe des neiges sur le terrain étudié est formée surtout par l'association à *Elyna Bellardii.* Les espèces caractéristiques locales sont *Elyna Bellardii* (All.) Koch, *Carex curvula* All., *Anemone vernalis* L., *Gaya simplex* Gaud., *Saxifraga aizoon* Jacq., *S. moschata*

Wulf., *Festuca pumila* Vill., *Carex rupestris* Bell., *Erigeron uniflorus* L., *Alsine verna* Bartl. et *Lloydia serotina* Reich. (tableau 2). C'est une association assez riche en espèces. La masse principale de cette végétation haute de 20 à 30 cm est formée surtout par *Elyna Bellardii* et *Carex curvula*. Des xérophytes d'apparence très différente s'y trouvent. Les plantes à coussinets sont représentées par quelques espèces de *Saxifraga*, les plantes à touffes serrées par *Elyna* et *Carex curvula*, les plantes poilues par *Oxytropis*, *Aster* etc. La richesse relative des espèces dans la strate muscinale est remarquable. Nous y trouvons un certain nombre de Mousses et de Lichens connus ailleurs comme des espèces calciphiles *(Distichium, Encalypta Tortella, Cetraria cucullata)*, mêlés avec des espèces d'humus acide.

Cette association très caractéristique est bien développée sur le versant nord du Laurichard, entre la Montagne de la Madeleine et la Roche de Guerre, dans les Combeynots et dans toutes les hautes montagnes entre le Pic des Trois Évêchés et le Grand Lac. Elle correspond sans doute à l'Elynetum des Alpes de Suisse, comme l'a déjà signalé Braun-Blanquet (1926, p. 261) et comme on le voit en comparant nos relevés avec ceux du travail déjà cité de Braun-Blanquet (1926) et de Mme G. Braun-Blanquet (1931), bien que la *Carex curvula* se trouve dans tous nos relevés [1]).

L'association à *Elyna* se trouve surtout dans les endroits bien exposés au vent et au soleil. Elle occupe les sommets des petites élévations dans les territoires à steppes et les prés à neige; c'est-à-dire les localités occupées d'ordinaire dans les Alpes par l'association à *Carex curvula*. Pour cette dernière Rübel (1912) dans sa monographie du „Berninagebiet" donne la distribution suivante: „In einer Rundhöckerlandschaft sind es immer die konkaven Stellen, die sich das Curvuletum aussucht, die Mulden werden von Schneetälchen eingenommen".

Comme l'a constaté Braun-Blanquet, la durée d'enneigement dans cette association ne dépasse pas en Suisse 2 à 3

1) Outre le Curvuletum et l'Elynetum, Braun-Blanquet distingue un Curvuletum elynetosum qui diffère pourtant plus dans sa composition floristique de l'Elynetum du Lautaret que celui de l'Elynetum typique de Braun-Blanquet. Une certaine concordance existe aussi avec l'Elynetum de E. Frey, quoique ici les différences soient plus grandes que dans le cas précédent. C'est un exemple de plus des variations locales qui existent dans toutes les associations dont l'aire géographique est assez étendue.

Tableau 2.

Association à Elyna Bellardii	1 Les Gypsières 2660 S 30°	2 Lac Blanc 2710 SE 30°	3 Le Carmetrand 2500 ESE 5°	4 Pyramide de Laurichard 2300 NNE 40°
Espèces caractéristique locales.	8 m²	8 m²	8 m²	8 m²
Elyna Bellardii (All.) Koch . .	3.2	3.2	3.2	3.2
Carex curvula All.	+.2	+.2	2.2	1.2
Anemona vernalis L.	−.1	+.2	+.1	+.1
Gaya simplex Gaud.	+.1	+.1	+.1	1.1
Saxifraga aizoon Jacq.	+.2	(+)	—	1.2
Saxifraga moschata Wulf. . .	—	+.2	+.2	+.2
Festuca pumila Vill.	2.2	—	—	—
Carex rupestris Bell.	2.2	—	—	1.2
Erigeron uniflorus L.	—	+.1	+.1	—
Alsine verna Bartl.	+.2	+.1	—	+.2
Lloydia serotina Reich. . . .	+.1	—	—	—
Compagnes et accidentelles.				
Polygonum viviparum L. . . .	+.1	+.1	+.1	+.1
Draba aizoides L.	—	+.1	+.2	+.1
Luzula lutea (All.) DC.	+.2	—	1.2	1.2
Sesleria caerulea (L.) Arduino	+.2	2.2	2.2	—
Cerastium arvense L.	+.2	+.1	+.1	—
Poa alpina L.	—	1.1	+.1	+.1
Oxytropis lapponica Gaud. . .	—	+.2	+.2	—
Oxytropis campestris DC. . . .	+.2	—	—	+.2
Aster alpinus L.	+.1	—	+.1	—
Sempervivum montanum L. .	+.2	—	+.2	—
Gentiana verna L.	—	+.1	+.1—2	—
Carex nigra Bell.	—	+.1	+.2	—
Agrostis alpina Scop.	—	+.2	2.2	—
Carex sempervirens Vill. . . .	—	2.2	—	—
Saxifraga bryoides L.	—	—	—	1.2
Saxifraga retusa Gouan . . .	—	—	—	+.2
Dryas octopetala L.	—	—	—	2.2
Avena versicolor Vill.	+.1	—	—	—
Veronica bellidioides L. . . .	+.1	—	—	—
Mousses et Lichens.				
Distichium montan. (Lam.) Hag.	+.2	+.2	+.2	—
Encalypta rhabdocarpa Schwaegr. + Encalypta sp.	+.2	+.2	—	+.2
Polytrichum alpinum L. . . .	+.2	+.2	—	—
Polytrichum juniperinum Willd.	+.2	+.2	+.2	—
Tortella tortuosa (L.) Limpr. .	+.2	+.2	—	—
Bryum spp.	1.2	—	+.2	—
Cetraria islandica (L.) Ach. .	2.2	+.2	+.2	2.2
Cetraria juniperina (L.) Ach. .	—	+.2	—	1.2
Cornicularia aculeata Ach. . .	+.2	—	+.2	—
Cetraria nivalis (L.) Ach. . . .	1.2	—	—	2.2
Cladonia silvatica (L.) Hoffm. .	+.2	—	—	—
Cladonia pyxidata (L.) Fr. . .	—	+.2	+.2	—
Cetraria cucullata (Bell.) Ach.	+.2	—	—	—
Alectoria ochroleuca (Ehrh.) Nyl.	—	—	—	+.2
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer.	+.1	—	—	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Sedum atratum L. (3), *Anemone baldensis* L. (3), *Antennaria carpatica* (Wahl.) Bluff et Fingerh. (3), *Viscaria alpina* (L.) Don. (1), *Myosotis alpestris* Schm. (3), *Nigritella nigra* L. Rchb. (1), *Avena montana* Vill. (1), *Festuca violacea* Gaud. (2), *Salix retusa* L. (3), *Campanula Scheuchzeri* Vill. (3), *Botrychium lunaria* L. (3), *Gentiana campestris* L. (2), *Armeria alpina* Wild. (2), *Achillea nana* L. (3), *Androsace carnea* L. (3), *Douglasia Vitaliana* (L.) Pax (3), *Potentilla salisburgensis* Haenke (3), *Veronica Allionii* Vill. (3), *Gentiana brachyphylla* Vill. (3), *Festuca duriuscula* L. (3), *Thymus serpyllum* L. (3), *Salix herbacea* L. (4), *Chysanthemum alpinum* L. (4), *Empetrum hermaphroditum* (L.) Hagerup (4), *Primula viscosa* All. (4).

mois. Souvent la couverture de neige manque complètement même en hiver.

Un fait remarquable au point de vue du problème des *climax* végétaux est l'absence de la vraie association à *Carex curvula* [le Curvuletum de Kerner (1863), Schröter (1926), Brockmann-Jerosch (1907), Rübel (1912), Braun-Blanquet (1926), Mme G. Braun-Blanquet (1931)] dans les Alpes de la Région du Lautaret. Le Curvuletum étant considéré par différents auteurs (surtout par Braun-Blanquet) comme le climax climatique dans l'étage alpin des Alpes centrales, il est important de constater que dans les Alpes du Lautaret nous ne trouvons point la vraie association à *Carex curvula*, bien qu'un nombre assez grand d'espèces importantes de cette association se trouve dans l'association à *Elyna Bellardii*. Le manque du vrai Curvuletum ne dépend donc pas de l'absence des espèces qui le composent.

Il faut chercher la cause partielle de ce fait curieux dans les particularités du climat alpin au Lautaret, bien qu'il ne soit pas possible de fournir des preuves exactes pour cette supposition, faute de données météorologiques nécessaires. D'autre part, la composition géologique de la région si riche en marno-calcaires, schistes calcareux, calcaires dolomitiques, marbres, etc. et les conditions pédologiques qui en résultent, ne sont certainement pas sans influence négative sur le développement de l'association à *Carex curvula*.

C'est un fait bien connu que dans un climat assez humide, une couche d'humus acide si nécessaire à l'existence de l'association à *Carex curvula*, peut se former même sur un sous-sol dolomitique ou calcaire. Mais les conditions favorables pour ce procés ne sont surement pas réalisées en général dans l'étage

alpin au Lautaret. La richesse en calcaire des eaux et des poussières, la sécheresse relative du climat en sont les causes probables. Dans l'association à *Elyna Bellardii* se trouve par endroits la *Dryas octopetala*. Çà et là cette espèce forme des taches plus au moins restreintes qui en sont souvent entièrement formées. Ces taches représentent souvent le stade initial de l'association à *Elyna Bellardii*; on peut l'observer, p. ex., sur le versant nord des Clochettes au-delà du Bois de la Madeleine, où l'on trouve toutes les transitions entre les taches à *Dryas octopetala* à peu près pures et les étendues bien développées de l'association à *Elyna Bellardii*.

D'autre part, on trouve surtout dans le massif de Combeynot des parcelles à *Elyna Bellardii* avec un nombre plus ou moins grand de plantes de bruyères à *Vaccinium* et *Empetrum*, transition due sans doute au voisinage de bruyères considérables. Çà et là, on voit dans les parcelles d'*Elyna Bellardii* contenant quelques éléments des landes la jolie broussaille de *Rhododendron ferrugineum* (p. ex. sur le versant nord de la Crête de Chaillol).

Quelquefois les espèces calciphiles sont entremêlées avec les espèces de l'humus acide, si bien qu'on doit admettre l'existence de grandes différences dans la composition chimique du sol, sur des espaces très restreints.

Il y a encore une association des steppes des neiges qui pourtant descend aussi dans l'étage subalpin, c'est *l'association à Carex sempervirens*. Voici la composition floristique de trois relevés qui tous sont pris dans le massif cristallin de Combeynot (tableau 3). Nous y trouvons un nombre considérable d'espèces de l'association à *Elyna*, comme le montre clairement une comparaison des relevés des tableaux 2 et 3. Ces associations ont d'ailleurs une ressemblance remarquable même dans l'aspect général et le caractère de l'habitat. On peut dire que l'association à *Carex sempervirens* remplace celle d'*Elyna* aux altitudes inférieures de l'étage alpin, surtout sur un sous-sol granitique assez riche en terre.

Dans l'étage subalpin l'association à *Carex sempervirens* n'est pas rare. C'est souvent dans les pâturages qu' on la trouve, p. ex. tout près du Col même du Lautaret. Cette végétation étant profondément modifiée par l'action humaine, nous ne l'avons pas comprise dans cette analyse des associations autochtones.

Tableau 3.

Association à Carex sempervirens	1 Rocher de Guerre 2360 10° 8 m²	2 Combe de Laurichard 2420 NOO 30° 8 m²	3 Rocher de la Gardette 2200 ENE 35° 8 m²
Espèces caractéristiques locales			
Carex sempervirens Vill.	+.2	4.2	3.3
Sempervivum montanum L.	1.2	+.1	1.1
Sempervivum arachnoideum L.	+.2	—	+.2
Phyteuma hemisphaericum L.	—	+.1	+.1
Veronica bellidioides L.	—	+.2	+.2
Festuca Halleri All.	—	+.2	—
Compagnes et accidentelles			
Draba aizoides L.	+.1	+.2	+.1
Luzula lutea (All.) DC.	+.1	+.2	+.1
Campanula Scheuchzeri Vill.	+.2	1.1	+.1
Anthoxanthum odoratum L.	+.1	+.1	+.1
Gaya simplex Gaud.	—	+.1	+.1
Anemone vernalis L.	+.1	+.1	—
Myosotis alpestris Schm.	+.1	+.1	—
Cerastium arvense L.	1.2	+.2	—
Poa alpina L.	+.1	1.1	—
Pedicularis tuberosa L.	+.1	—	+.1
Agrostis alpina Scop.	—	2.2	1.2
Gentiana brachyphylla Vill.	+.1	+.1	+.1
Juncus trifidus L.	+.2	+.2	3.2
Vaccinium uliginosum L.	1.2	—	1.2
Androsace obtusifolia All.	—	+.2	+.1
Vaccinium myrtillus L.	—	1.1	+.2
Trifolium alpinum L.	—	+.2	+.2
Douglasia Vitaliana (L.) Pax	—	—	2.2
Avena versicolor Vill.	—	—	+.1
Elyna Bellardii (All.) Koch	2.2	—	—
Alsine sedoides (L.) Kittel	+.2	—	—
Sedum atratum L.	—	+.2	—
Silene rupestris L.	—	+.1	—
Mousses et Lichens			
Cladonia pyxidata (L.) Fr.	+.2	+.2	—
Cetraria islandica (L.) Ach.	—	+.2	+.2
Bryum sp.		+.2	—
Tortella tortuosa (L.) Limpr.	—	+.2	—
Polytrichum juniperinum Willd.	—	+.2	—
Saelania caesia (Vill.) Lindb.	—	+.2	—
Pohlia cruda Lindb.	—	+.2	—
Bartramia ithyphylla (Hall.) Brid.	—	+.2	—
Polytrichum piliferum Schreb.	—	+.2	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Antennaria carpatica (Wahl.) Bluff et Fingerh. (1), *Polygonum viviparum* L. (1), *Festuca violacea* Gaud. (1), *Carex nigra* Bell. (1), *Silene acaulis* L. (2), *Androsace carnea* L. (1), *Thymus serpyllum* L. (3), *Salix herbacea* L. (1), *Poten-*

tilla aurea L. (1), *Plantago alpina* L. (1), *Senecio incanus* L. (1), *Euphrasia minima* Jacq. (1), *Deschampsia flexuosa* Trin. (3), *Leontodon pyrenaicus* Gouan (2), *Alsine verna* Bartl. (2), *Chrysanthemum alpinum* L. (2), *Gentiana Kochiana* Perr. et S. (2), *Antennaria dioica* Gaertn. (2), *Primula viscosa* All. (2, 3), *Viola calcarata* L. (3), *Alchemilla pubescens* Lam. (3), *Astrantia minor* L. (3).

Signalons encore la végétation intéressante des immenses pentes d'éboulis granitiques plus ou moins inclinées du cône de déjection du torrent de la Liche au sud de la Madeleine. La composition floristique de cette végétation est donnée dans une publication récente (Lippmaa, 1932). C'est une végétation très homogène et clairsemée avec des buissons épars, larges et bas, de *Juniperus nana* Willd. et *Cotoneaster integerrima* Medikus, où les pierres nues couvrent à peu près 0.3—0.6 du sol. Il faut y voir un stade initial stabilisé de la variation subalpine de l'association à *Carex sempervirens*.

Voici un relevé typique (50 m²):

Juniperus nana Willd.	+.2
Cotoneaster integerrima Medikus	+.2
Antennaria dioica Gaertn.	2.2—5
Festuca duriuscula L.	2.2
Thymus Serpyllum L.	2.2
Agrostis alpina Scop.	1.1—2
Anthyllis Vulneraria L.	1.1
Sempervivum arachnoideum L.	1.2
Hieracium glaciale Reyn.	1.1
Anthoxanthum odoratum L.	1.1
Veronica Allionii Vill.	1.2
Deschampsia flexuosa Trin.	1.2
Dianthus neglectus Loisel.	+.2
Biscutella laevigata L.	+.1
Alchemilla saxatilis Buser	+.1
Erigeron alpinus L.	+.1
Euphorbia Cyparissias L.	+.1
Potentilla grandiflora L.	+.1
Alsine laricifolia Crantz	+.2
Globularia cordifolia L.	+.2
Potentilla salisburgensis Haenke	+.1
Douglasia Vitaliana (L.) Pax	+.2—3
Galium sp.	+.1
Plantago serpentina All.	+.2
Veronica saxatilis Jacq.	+.2
Draba aizoides L.	+.2
Vincetoxicum officinale Moench	+.1
Carex sempervirens Vill.	+.2

Trifolium pallescens Schreb.	+.1
Poa alpina L.	+.1
Cerastium arvense L.	+.2
Polytrichum juniperinum Willd.	2.2
Tortella tortuosa (L.) Limpr.	+.2
Cetraria islandica (L.) Ach.	+.1

On y trouve parmi les espèces accompagnantes assez d'espèces communes avec l'association à *Sesleria caerulea* dont elle est très différente déjà par l'exposition de l'habitat et les propriétés chimiques du sol.

Braun-Blanquet (1926) a déjà signalé cette végétation intéressante sur le massif du Pelvoux à Valloise. Comme espèces caractéristiques, il nomme *Sempervivum arachnoideum*, *Alsine (Minuartia) laricifolia*, *Alchemilla saxatilis*, *Silene rupestris*, *Plantago serpentina*, *Thymus Serpyllum*, *Potentilla grandiflora*, *Carex verna*, etc. et souligne surtout l'importance dynamique du *Juniperus nana*, ce puissant accumulateur d'humus, comme devancier du Mélèze.

Les peuplements à *Carex sempervirens* qui correspondent à notre association au Lautaret, se trouvent presque partout aux Alpes, dans l'étage alpin inférieur. Ainsi Brockmann-Jerosch (1907) décrit du massif de Bernina un „Carex-sempervirens-Typus“ avec deux sous-types suivant le sol (calcaire ou silice). La plupart des espèces les plus répandues du second sous-type se trouvent dans l'association à *Carex sempervirens* au Lautaret. On constate aussi une concordance notable avec l'association à *Carex sempervirens* décrite par Frey (1921) dans sa monographie de la Grimselgegend.

Pourtant, notre association à *Carex sempervirens* du Lautaret doit être considérée comme correspondante à un facies à *Carex sempervirens* de l'association à *Festuca Halleri* de Braun-Blanquet. Bien que *Festuca Halleri* All. soit d'une importance insignifiante dans nos relevés, la concordance dans la composition floristique de l'association à *Carex sempervirens* et la dite association à *Festuca Halleri* est évidente; une comparaison de nos relevés avec ceux de Braun-Blanquet l'établit nettement.

Les prés à neige.

L'association à *Elyna Bellardii* forme des taches fanées d'un vert brunâtre dans les hautes parties de toutes les montagnes

du Lautaret à partir de l'altitude de 2300 m environ. Elle occupe les parties bien exposées au vent et au soleil, souvent avec une mince couverture de neige en hiver.

Les parties moins exposées de l'étage supérieur alpin, les hautes plaines, les ubacs aux altitudes à partir de 2300 m sont occupés partout où les conditions le permettent encore, c. à d. où la durée de la couverture de neige ne dépasse pas 10—11 mois en général, par les associations du pré à neige, nommées ainsi (Lippmaa, 1929, p. 59) parce que le facteur essentiel qui détermine la forme de cette végétation est la couche considérable de neige et la durée prolongée de cette couverture de neige sur ces prés.

Le pré à neige comprend au Lautaret deux associations bien distinctes dans leur composition floristique ainsi que dans les facteurs qui favorisent l'existence de l'une et de l'autre: *l'association à Alopecurus Gerardi* et *l'association à Alchemilla pentaphyllea et Salix herbacea.* Une transition s'établit avec la végétation subalpine par *l'association à Gentiana punctata* qui occupe par ses caractères floristiques ainsi que par la composition de l'habitat la place intermédiaire entre la prairie subalpine et le pré à neige.

La composition floristique de ces trois associations se voit bien dans le tableau 4 qui rend leur comparaison facile. On voit que le nombre total des espèces varie peu dans ces associations. Les différences floristiques sont pourtant grandes. La plus riche en espèces chionophiles est l'association à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea.* Mieux que de longues explications le schème suivant montre les relations entre les associations nommées et les conditions écologiques.

Durée de la période favorable à la végétation (→)
Profondeur et durée de la couverture de neige (←)

Association à Salix herbacea et Alchemilla pentaphyllea	Association à Alopecurus Gerardi	Association à Gentiana punctata

Quand la limite des prairies subalpines est franchie et que commence la végétation alpine, on trouve d'abord en montant, l'association à *Gentiana punctata.* Elle est bien marquée, surtout pendant la floraison des espèces caractéristiques — *Pedicularis incarnata* et *Viola calcarata.* Plus haut suivent les

associations à *Alopecurus Gerardi* et à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea*. Les parcelles de ces deux associations sont d'une couleur assez différente; cela permet de les discerner plus ou moins facilement, même à grande distance.

L'association à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea* occupe les parties les plus planes ou peu inclinées du terrain. C'est ici que la neige demeure le plus longtemps; aussi le sol y est-il riche en eau et en matière minérale à petits grains, et contient des quantités assez grandes d'humus. Puis dans les parties un peu élevées ou plus inclinées suit l'association à *Alopecurus Gerardi*. Elle se distingue bien, même à une certain distance, grâce à la couleur bleuâtre et grise d'*Alopecurus Gerardi* et de *Poa alpina* qui y sont fréquents.

La composition floristique de l'association à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea* varie beaucoup en ce qui concerne la dominance de l'une ou de l'autre espèce dans les différentes parcelles de cette association. Les espèces qu'on y trouve le plus souvent comme dominantes absolues sont *Alchemilla pentaphyllea*, *Carex foetida*, *Salix herbacea*. On peut alors distinguer les facies à *Carex foetida*, à *Salix herbacea*, à *Alchemilla pentaphyllea*, ou même les considérer comme des associations à part. Ce n'est pas douteux, il y a des différences écologiques entre les différents facies de l'association à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea*. S'appuyant sur ces différences, Frey (1921) distingue dans la „Grimselgegend" les associations et sous-associations suivantes, selon la durée de la saison favorable pour la végétation dans chacune d'elles: 1° à *Leontodon pyrenaicus*, 2° à *Carex foetida*, 3° à *C. Lachenalii*, 4° à *C. fusca*, 5° à *Plantago alpina*, 6° à *Salix herbacea* (riche en herbes), 7° à *Salix herbacea* (riche en *Dicranum*), 8° à *Salix herbacea* (riche en Hépatiques), 9° à *Polytrichum sexangulare* et 10° à *Anthelia*.

Les „associations" et „sous-associations" 2, 5, 6 sont très communes au Lautaret. Quant à leur valeur phytosociologique, c'est une question assez difficile. Il nous semble qu'elles représentent en partie les stades de développement de la même association, en partie peut-être les stades de dégradation causés par le pâturage (sous-assoc. à *Plantago alpina*). Assez souvent la dominance de l'une ou de l'autre espèce dans l'association en question dépend sans doute de l'âge insuffisant du groupement respectif; cela n'aurait pas permis à l'association d'arriver à une

composition floristique stabilisée. Nous sommes tout à fait d'accord avec Braun-Blanquet (1926) et Mme G. Braun-Blanquet (1931) qui ne distinguent dans la végétation des prés à neige que l'association à *Salix herbacea* (avec divers facies) et le Polytrichetum sexangularis (qui correspond aux associations 7—9 de Frey). De même dans la Tatra, Szafer, Pawłowski et Kulczyński décrivent une seule association à *Salix herbacea* avec des facies „gnaphaliosum", „sibbaldiosum", „plantaginosum", etc. D'après Domin (1930), le Polytrichetum sexangularis lui-même peut à peine être considéré comme une association à part et représente plutôt une phase ou une variation de l'association à *Salix herbacea*.

Tableau 4.

A: *Association à Gentiana punctata*
B: *Association à Alopecurus Gerardi*
C: *Association à Salix herbacea et Alchemilla pentaphyllea*

	A			B			C					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
	Les Crevasses 2140 m	Crête de Chaillol 2220 m	Crête de Chaillol 2400 m	Côte Plane 2530 m	Les Gypsières 2630 m	Les Gypsières 2640 m	Côte Plane ouest 2520 m	Torr. de Roche Noire 2620 m	Côte Plane ouest 2550 m	Les Gypsières 2630 m	Vallon du Fond 2450 m	Les Gypsières 2630 m
	N	NNE	NE			SO						
	10°	40°	35°	8°	10°	15°	0	0	0	5°	0	0
	8 m²	8 m²	8 m²	8 m²	8 m²	8 m²	2 m²	8 m²	2 m²	2 m²	2 m²	8 m²
Espèces caractéristiques locales												
Gentiana punctata L. . . .	+.1	1.1	2.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Alopecurus Gerardi Willd. .	—	—	—	1.1	+.1	2.1	—	2.1	—	1.1	+.1	1.1
Potentilla aurea L.	—	1.2	+.2	2.2	+.1	2.2	—	—	—	—	+.1	—
Ranunculus pyrenaeus L. . .	—	—	—	—	—	1.1	—	—	—	—	+.1	—
Alchemilla pentaphyllea L. .	—	—	—	—	+.2	—	4.4	2.2	5.5	4.3	3.3	3.2
Cardamine alpina Willd. . .	—	—	—	—	—	—	—	+.1	—	—	—	+.1
Carex foetida All.	—	—	—	—	3.2	+.1	3.2	1.1	2.1	3.1	+.1	4.2
Gnaphalium supinum L. . .	—	—	—	1.2	+.2	+.2	1.2	2.2	+.2	2.2	1.2	+.2
Salix herbacea L.	—	—	—	1.2	4.3	—	4.4	3.3	1.1	2.2	3.3	0
Sibbaldia procumbens L. . .	—	—	—	+.2	+.2	+.2	(+)	—	+.2	—	—	1.1
Compagnes et accidentelles												
Plantago alpina L.	+.1	—	1.2	3.3	+.1	2.2	—	—	—	—	+.1	—
Lotus corniculatus L. . . .	+.2	+.2	—	—	—	—	—	—	—	—	+.2	—
Sieversia montana (L.) R. Br.	+.1	2.1	2.1	2.1	2.2	2.1	—	—	—	(+)	—	2.1
Trifolium Thalii Vill. . . .	+.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2	—
Viola calcarata L.	1.2	1.2	2.2	1.2	+.2	2.2	—	—	—	—	—	1.2
Alchemilla glaberrima Schmidt	—	+.2	—	—	—	2.2	—	—	—	—	—	—
Anthoxanthum odoratum L.	+.1	+.1	+.1	+.1	—	+.1	—	—	—	—	—	—
Campanula Scheuchzeri Vill.	—	1.1	+.1	+.1	—	+.1	—	—	—	—	—	—

	A			B			C					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
A: *Association à Gentiana punctata*	Les Crevasses 2140 m	Crête de Chaillol 2220 m	Crête de Chaillol 2400 m	Côte Plane 2530 m	Les Gypsières 2630 m	Les Gypsières 2640 m	Côte Plane ouest 2520 m	Torr. de Roche Noire 2620 m	Côte Plane ouest 2550 m	Les Gypsières 2630 m	Vallon du Fond 2450 m	Les Gypsières 2630 m
B: *Association à Alopecurus Gerardi*												
C: *Association à Salix herbacea et Alchemilla pentaphyllea*												
	N	NNE	NE			SO						
	10⁰	40⁰	35⁰	8⁰	10⁰	15⁰	0	0	0	5⁰	0	0
	8 m²	8 m²	8 m²	8 m²	8 m²	8 m²	2 m²	8 m²	2 m²	2 m²	2 m²	3 m²
Cerastium arvense L.	+.1	—	+.2	+.1	—	+.2	—	—	—	—	—	—
Gentiana Kochiana Perr. et S.	—	—	+.2	—	—	+.1	—	—	—	—	—	—
Myosotis alpestris Schm.	+.1	+.1	+.1	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Ranunculus montanus Willd.	1.1	+.1	+.1	1.1	—	+.2	—	—	—	—	—	—
Homogyne alpina (L.) Cass.	+.1	+.1	1.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polygonum viviparum L.	1.1	+.1	1.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Leontodon hispidus L.	1.1	+.1	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Festuca rubra L.	3.3	3.2	3.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anthyllis Vulneraria L.	+.2	+.2	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pedicularis incarnata Jacq.	—	+.1	1.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Bartsia alpina L.	1.1	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—	+.1	—
Soldanella alpina L.	—	2.2	1.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anemone alpina L.	—	1.1	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Scabiosa lucida Vill.	+.1	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Trifolium pratense L.	2.2	+.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Alsine sedoides (L.) Kittel	—	—	—	+.2	—	+.2	—	—	—	—	—	—
Poa alpina L.	—	—	—	2.1	+.2	2.1	—	+.2	—	+.1	+.1	+.1
Leontodon pyrenaicus Gouan	—	—	—	1.1	+.1	1.1	—	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1
Androsace carnea L.	—	—	—	+.1	—	+.1	—	—	—	—	—	+.1
Senecio incanus L.	—	—	—	+.1	+.1	—	—	—	—	+.1	—	(+)
Veronica alpina L.	—	—	—	+.1	+.2	+.1	—	+.1	—	—	+.2	+.1
Sagina repens Burnat	—	—	—	+.2	—	—	—	—	+.1	—	—	—
Gentiana bavarica L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+.2	+.2	—
Chrysanthemum alpinum L.	—	—	—	+.1	+.2	+.1	—	+.2	—	—	—	+.1
Pohlia sp.	—	—	—	—	—	—	+.2	—	—	—	—	—
Polytrichum piliferum Willd.	—	—	—	+.1	—	—	—	1.2	—	2.2	—	—
Polytrichum juniperinum cf.	—	—	—	+.1	—	+.2	—	—	—	—	—	—

Ces relevés contenaient, en outre :

Pedicularis verticillata L. (1), *Luzula sudetica* Willd. (1), *Carex ornithopoda* Willd. (1), *Achillea nana* L. (1), *Trifolium alpinum* L. (3), *Nardus stricta* L. (1, 9), *Salix retusa* L. (2), *Salix reticulata* L. (2), *Trisetum flavescens* P. B. (2), *Campanula barbata* L. (2), *Geranium silvaticum* L. (2), *Phyteuma orbiculare* L. (1), *Thesium alpinum* L. (1), *Avena montana* Vill. (1), *Sesleria caerulea* (L.) Arduino (1), *Cirsium acaule* (L.) Weber (1), *Arnica montana* L. (1), *Anemone narcissiflora* L. (2), *Trollius europaeus* L. (2), *Trifolium badium* Schreb. (2), *Selaginella selaginoides* Link (2), *Arenaria biflora* L. (4), *Gentiana brachyphylla* Vill. (4), *Carex nigra* Bell. (4, 11), *Cardamine resedifolia* L. (5), *Pedicularis cenisia* Gaud. (4, 6), *Festuca Halleri* All. (4), *Arabis alpina* L. (4), *Gaya simplex* Gaud. (6, 11), *Douglasia Vitaliana* (L.) Pax (6), *Desmatodon latifolius* Br. eur. (4), *Stereocaulon alpinum* cf. (4), *Sagina Linnaei* Presl. (8), *Agrostis rupestris* All. (7).

Les parcelles les plus grandes des prés à neige sur le territoire examiné sont aux localités suivantes: la vallée du Torrent des Roches Noires, surtout au nord et au NE de la Côte Plaine; la partie supérieure du Vallon du Fond, autour du petit lac situé au N-NE du Col du Petit Galibier, et autour du Col du Galibier; le terrain entre les Terres Vieilles et le Pré Gelé, et entre la Pente de la Tête Noire et le Carmetrand; le terrain entre la Crête de la Ponsonnière, le lac de la Ponsonnière et le Grand Lac; la partie supérieure de la Ponsonnière, etc. A certains endroits, ces parcelles sont d'une telle étendue que le terme fréquemment employé par les auteurs suisses pour cette végétation: „das Schneetälchen" n'est plus applicable.

Cette végétation alpine a de grandes affinités avec les prés à neige des pays arctiques: c'est un fait qui est déjà bien connu.

La ressemblance est sans doute très grande entre les associations alpines des prés à neige et celles des pays arctiques, surtout de l'Europe septentrionale. Elle se manifeste, non seulement par de grandes affinités floristiques, mais aussi par les conditions en apparence identiques de l'habitat et, comme nous le verrons tout de suite, aussi par quelques traits d'écologie du système végétal des plantes formant les prés à neige en Laponie et dans les Alpes.

Les recherches de E. Warming et de ses collaborateurs ont découvert beaucoup de traits remarquables dans la structure anatomique des plantes arctiques. Les travaux de G. Bonnier sur la structure anatomique des plantes des Alpes et de celles des pays arctiques ne sont que trop connus. Nous nous bornons ici à ces remarques brèves sans récapituler les résultats de ces travaux.

Dans la Laponie finlandaise et la Laponie norvégienne nous avons essayé (1929) d'analyser au point de vue de la structure anatomique *toutes les plantes constituant certaines formations végétales* pour trouver s'il y a des traits généraux communs dans la majorité des plantes caractéristiques d'une certaine formation. Nous avons soumis aussi des plantes des prés à neige à cette analyse; en voici le résultat: malgré les conditions défavorables dans lesquelles se trouvent ces plantes et les difficultés apparentes dans l'approvisionnement en eau grâce à la température souvent très basse du sol, la structure des feuilles rappelle celle des hygrophytes. Le nombre des stomates est assez considérable et,

fait très remarquable pour 83 pour cent des plantes étudiées, les stomates se trouvent sur les deux faces de la feuille. Assez souvent (chez *Alsine biflora* Whlbg., *Cardamine bellidifolia* L., *Saxifraga stellaris* L., *Sibbaldia procumbens* L., *Cassiope hypnoides* Don), le nombre des stomates à la face supérieure dépasse de beaucoup leur nombre à la face inférieure.

Cela étant, il était intéressant d'étudier à ce point de vue les plantes des prés à neige dans les Alpes françaises. Le tableau suivant contient les données concernant le nombre des stomates sur les feuilles des plantes étudiées:

	Nombre des stomates sur 1 mm²	
	Face supérieure de la feuille	Face inférieure de la feuille
Leontodon pyrenaicus Gouan	137	146
Viola calcarata L.	104	112
Plantago alpina L.	310	210
Carex foetida All.	—	220
Alopecurus Gerardi Will.	127	74
Alchemilla pentaphyllea L.	—	210
Sibbaldia procumbens L.	237	120
Veronica alpina L.	127	134
Potentilla aurea L.	140	220
Gnaphalium supinum L.	212	68
Senecio incanus L.	166	160

On y voit que les données obtenues au Lautaret sont en concordance parfaite avec les résultats obtenus en Laponie: la même tendance se manifeste à former des stomates sur les deux faces des feuilles. Le nombre des stomates à la face supérieure de la feuille surpasse assez souvent celui de la face inférieure. Seulement chez *Carex foetida* All. et *Alchemilla pentaphyllea* L. les stomates manquent complètement sur la face supérieure. La structure anatomique des cellules épidermiques est aussi remarquable (fig. 3), surtout si on la compare avec celle des plantes des prairies subalpines et celles de la vernaie. Elle est très simple. D'ordinaire, les parois cellulaires sont peu courbées ou presque droites (*Senecio incanus* L., *Gnaphalium supinum* L., *Sibbaldia procumbens* L., *Plantago alpina* L., *Viola calcarata* L., etc.). Chez *Leontodon pyrenaicus* Gouan, *Alchemilla pentaphyllea* L., *Potentilla aurea* L. et *Veronica alpina* L., on observe les lignes sinueuses ordinaires aux cellules épidermiques, mais ces sinuosités atteignent rarement les dimensions propres aux cellules épi-

dermiques des plantes de prairies subalpines. Jamais on n'y trouve les sinuosités nettement accentuées des cellules épidermiques des plantes de la vernaie.

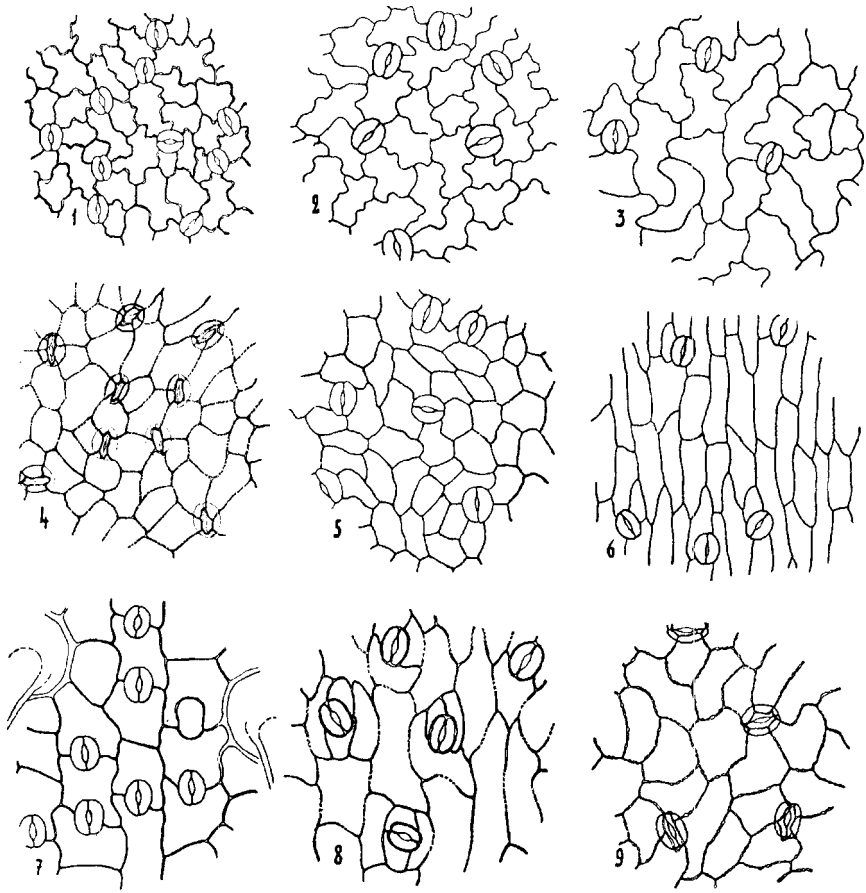


Fig. 3. Structure de l'épidermis inférieur des feuilles des espèces suivantes: Potentilla aurea L. (1), Leontodon pyrenaicus Gouan (2), Veronica alpina L. (3), Alchemilla pentaphyllea L. (4), Senecio incanus L. (5), Gnaphalium supinum L. (6), Plantago alpina L. (7), Viola calcarata L. (8), Sibbaldia procumbens L. (9).

Les coupes transversales des feuilles ne montrent rien de remarquable. D'ordinaire, le tissu palissadique est assez bien developpé et se compose de deux couches de cellules. Les méats intercellulaires sont bien développés et forment de grandes cavités dans les couches subépidermiques du tissu parenchymatique spongieux chez *Senecio incanus, Gnaphalium supinum, Viola*

calcarata, *Potentilla aurea*, etc. Chez *Plantago alpina* on trouve un certain degré de succulence (le tissu mécanique manque presque dans les feuilles).

Dans les pays arctiques, on trouve parmi les associations propres à des terrains longuement couverts de neige, outre des associations formées par des Phanérogames, des associations dans lesquelles la végétation est formée surtout par des Mousses comme *Polytrichum sexangulare*, *Anthelia Juratzkana* et d'autres. Sur le terrain étudié de ces associations, nous avons trouvé une seule fois une tache formée par *l'Anthelia* entre la Crête de la Ponsonnière et le lac de la Ponsonnière (alt. 2570 m à peu près).

Il nous reste encore à discuter en quelques mots l'influence du pâturage sur la composition floristique des prés à neige. Elle est faible en général dans l'association à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea*. Cette influence est beaucop plus grande dans les associations à *Alopecurus Gerardi* et à *Gentiana punctata*. Il semble même que le pâturage a été d'une grande importance dans la génèse de ces associations, car les espèces importantes comme *Alopecurus Gerardi*, *Poa alpina*, *Gentiana punctata* supportent très bien le pâturage.

Des observations prolongées et des essais pourront seuls résoudre ce problème délicat.

Le „climax" et les „groupements permanents" dans l'étage alpin du Lautaret.

La question se pose encore des relations de succession entre les associations alpines décrites.

En suivant le procédé de Cowles et Clements, certains auteurs estiment nécessaire de classer les associations végétales d'un pays donné en les associations climatiques finales (le climax) et les associations dues surtout aux différences édaphiques (les groupements permanents). Il nous semble que cette division n'est pas fondée, pour les raisons suivantes:

Il est très difficile sinon impossible de dire si l'existence d'une association quelconque sur un terrain donné est due surtout à des conditions climatiques ou édaphiques. Il nous semble incontestable que l'existence de *toutes* les associations végétales dépend toujours et des conditions climatiques et des conditions édaphiques données.

Par exemple: On a souvent appelé le Mangrove tropical un groupement édaphique. Mais aucun botaniste n'ignore que les limites géographiques de cette formation dépendent sûrement avant tout des conditions climatiques. Dans une partie de l'Afrique du Nord, l'association à chêne liège est considérée comme formation climatique, le climax local (R. Maire, 1926). C'est un fait bien connu que le chêne liège ne forme de bois que sur un sol silicieux; c'est donc une formation édaphique aussi bien que climatique. Il serait très facile de multiplier ces exemples. Bien plus, il nous semble que chaque association bien stabilisée en est un exemple.

Il est vrai que les groupements végétaux sont plus ou moins stables. *Le terme association doit s'appliquer seulement aux différentes „espèces" de la végétation stabilisée.* Entre les associations autochtones de cette sorte, qui sont toutes, selon la terminologie des défenseurs de la doctrine des climax, ou des groupements climatiques finals (climax), ou des groupements permanents, il existe sans doute sur un terrain mûr un équilibre qui n'existe plus quand les conditions climatiques ou édaphiques changent. Si, par exemple, le climat devient plus humide dans un pays occupé par des forêts de *Pinus silvestris* et *Picea excelsa*, où existent des tourbières à *Sphagnum*, ces dernières gagneront du terrain aux dépens des forêts à *Picea* et *Pinus*. Le terrain occupé par chacune des associations avant et après un tel changement diffère plus ou moins, mais les changements doivent être considérables pour chasser complètement d'un territoire étendu une association ayant des parcelles nombreuses sur celui-ci.

Toutes ces associations sont de même valeur au point de vue de la phytosociologie systématique. L'étendue du terrain occupé par telle ou telle association sur un territoire donné est très importante pour l'ensemble de la végétation; mais ce facteur n'a pas plus d'importance dans la classification des associations que n'en ont la rareté ou l'abondance des individus des plantes à classer sur leur valeur systématique.

Examinons à ce point de vue les associations que nous venons de décrire (ass. à *Androsace helvetica*, ass. à *Oxyria digyna*, ass. à *Arabis caerulea*, ass. à *Trisetum distichopyllum* et *Doronicum grandiflorum*, ass. à *Elyna Bellardii*, ass. à *Carex sempervirens*, ass. à *Salix herbacea* et *Alchemilla pentaphyllea*, ass. à *Alopecurus Gerardi*, ass. à *Gentiana punctata*). Laissons de côté les asso-

ciations à *Carex sempervirens*, à *Alopecurus Gerardi* et à *Gentiana punctata*: elles sont peut-être modifiées plus ou moins profondément par le pâturage, bien que le pâturage, s'il ne dépasse pas certaines limites, doive être regardé comme un facteur naturel.

L'association à *Androsace helvetica* a été etudiée dans les Alpes de la Suisse par Braun-Blanquet qui la place dans l'ordre des „Potentilletalia caulescentis". Il est d'un grand intérêt de rappeler ici ce que dit Braun-Blanquet sur la durée des associations de cet ordre: „In kaum veränderter Zusammensetzung verharrt die Spaltengesellschaft Jahrhunderte und wohl Jahrtausende, bis der Fels, der sie trägt, zusammenstürzt oder abgetragen ist. Die Potentilletalia sind daher das klassische Beispiel sogen. „Dauergesellschaften"".

Il en est de même pour les autres associations examinées. Les associations à *Oxyria digyna*, à *Arabis caerulea* ont été étudiées par divers auteurs. Le travail le plus récent sur ce sujet est celui de Jenny-Lips. Voici en quels termes il s'explique (1930) sur la question qui nous intéresse ici: „Einer Weiterentwicklung sind die meisten der von uns untersuchten Einzelbestände in absehbarer Zeit nicht fähig. Die Schneebedeckung ist von viel zu langer Dauer, als dass die Vegetation sich zu einem höher organisierten Rasen zusammenschliessen könnte. Andererseits ist die Versauerung und Feinerdeanhäufung zur Entwicklung einer die lange Schneebedeckung ertragenden Assoziation der Salicetalia herbacea nicht genügend weit hervorgeschritten; vielleicht ist auch die sommerliche Bewässerung dafür nicht regelmässig genug. In weitaus den meisten Fällen müssen also die beobachteten Gesellschaften (l'assoc. à *Oxyria digyna*) als Dauergesellschaften beurteilt werden".

Nos observations au Lautaret nous ont fourni un résultat qui est tout à fait d'accord avec ces opinions de Braun-Blanquet[1]) et Jenny-Lips. La stabilité de ces associations nous parait bien établie. Les changement dans l'étendue des territoires occupés par certaines de ces associations n'y contredit nullement.

La question paraît plus compliquée pour l'association à *Elyna Bellardii* et celle à *Salix herbacea* et *Alchemilla pentaphyllea*.

1) Braun-Blanquet tient l'Oxyrietum et l'Arabidetum pour des associations pionnières.

Pour les Alpes suisses du moins, Braun-Blanquet regarde l'association à *Elyna Bellardii* comme temporaire et devant tôt ou tard céder la place à l'association à *Carex curvula*. Cette dernière association est d'après Braun-Blanquet l'association climatique finale, unique de l'étage alpin des Alpes centrales. Les associations des prés à neige sont, suivant lui, des groupements permanents (Dauergesellschaften).

Pendant notre séjour dans les Alpes du Lautaret, et plus tard encore, nous nous sommes souvent demandé si cette opinion de notre ami, de l'éminent phytosociologue, est incontestablement fondée. On ne peut pas s'imaginer les Alpes sans les taches de neige dans l'étage alpin et sans les roches et les pentes favorables aux plantes comme *Elyna Bellardii* et les plantes qui la suivent. Depuis qu'existent dans les Alpes *Elyna Bellardii*, *Carex curvula*, *Salix herbacea*, *Alchemilla pentaphyllea*, etc., il y a eu des associations formées par ces plantes et leur compagnes.

Ces deux groupes de plantes correspondent bien aux deux stations principales dans l'étage supérieur alpin. Pourquoi regarder un de ces groupements comme climatique final et l'autre comme édaphique? N'est-il pas exact que tous les deux sont à la fois édaphiques et climatiques? On pourrait dire: l'évolution des „Salicetalia herbaceae" vers les „Caricetalia curvulae" est possible; le contraire ne l'est pas. Est-ce sûr? Dans une végétation stabilisée (le temps n'a pas manqué aux Alpes pour cela), avec un climat stable, il n'y a pas de changements sensibles dans les limites des parcelles d'associations comme celles à *Elyna* et à *Salix herbacea*, si l'influence de l'homme est éliminée et si nous laissons de côté les changements provoqués par la chute des roches, les incendies, etc. Les changements sont possibles si, p. ex., le terrain de l'association à *Salix herbacea* devient assez sec pour permettre la vie aux espèces de l'association à *Elyna*. Au contraire, une augmentation de la durée de la couverture de neige au delà d'une certaine limite tuera plus ou moins vite l'association à *Elyna*, *changera peu à peu le sol*, et l'association à *Salix herbacea* ne tardera pas à conquérir ce terrain.

Il n'est peut-être pas inutile de rappeler ici que le profil typique des sols podsoliques ne se trouve dans l'Europe boréale que dans les terrains occupés par certaines associations végétales (avec *Pinus* et *Picea* dans la strate arborescente, les *Vaccinium* et *Calluna* dans la strate herbacée). Avec la destruction de ces

associations par l'homme, p. ex., et avec l'établissement d'une végétation d'un caractère différent (p. ex. prairie), le sol change profondément, bien qu'il ne soit pas influencé directement par l'homme et que le climat soit resté en général le même. Enfin il se forme un sol plus ou moins riche en humus, où la distinction des strates A_1, A_2, B des pédologues est difficile.

Dans la question de la stabilité de la végétation alpine nous sommes d'accord avec Du Rietz, Gams, Nordhagen, Domin qui considèrent l'équilibre entre les associations existantes comme bien stable. Du Rietz (1924) écrit: „Es ist gar nicht bewiesen und sehr unwahrscheinlich, dass sich z. B. ein Schneetälchen in der Richtung gegen ein Curvuletum entwickelt und das die Felsflechtenassoziationen notwendigerweise Anfangsstadien einer Sukzession von höheren Assoziationen sein müssen. Wie neuerdings Gams (1923) betont, können solche Assoziationen sich sehr wohl vollkommen im Gleichgewicht mit der Umgebung befinden".

II. Associations subalpines.

A. Associations subalpines à tapis végétal ouvert.

Nous commençons notre étude des associations végétales subalpines au Lautaret par les associations à tapis végétal ouvert. Deux associations de ce caractère répondant à des conditions écologiques assez différentes se trouvent sur le territoire étudié: l'association à *Centranthus angustifolius* et celle à *Epilobium Fleischeri.*

L'association à Epilobium Fleischeri, bien définie par cette espèce si jolie pendant la floraison, habite les alluvions des rivières. Cette association couvre assez d'espace dans la vallée de la Romanche, la vallée haute et raide du Torrent de l'Homme, et la Vallée de la Guisane. Il résulte de cette énumération des localités, que cette association, signalée déjà au Lautaret par Roger Heim, ne dépend pas de la nature minéralogique des cailloux formant son substratum avec le sable grossier. Grâce à la rapidité du courant, l'argile y manque d'ordinaire absolument. C'est un sol très pierreux, bien drainé, régulièrement inondé chaque printemps et quelquefois même en été, et quelquefois très sec pendant les longues périodes sans pluie.

La composition floristique de cette association est donnée dans le tableau 5. Il y a peu de plantes qu'on puisse désigner comme caractéristiques locales, la plupart se trouvant aussi en abondance dans l'association à *Centranthus angustifolius*. Comme trait caractéristique qu'on a déjà relevé souvent, mentionnons la présence, dans cette association, d'espèces de l'étage alpin comme *Linaria alpina* (L.) Mill., *Avena montana* Vill., *Oxytropis campestris* DC., *Agrostis alpina* Scop., *Saxifraga oppositifolia* L., etc. L'association à *Epilobium Fleischeri* peut être regardée comme étant stabilisée là où l'accumulation des produits d'érosion fluviale se tient dans des limites favorables. Là où le sol devient plus riche en sable et plus profond, s'établit une facies à *Hippophaë rhamnoides*. C'est déjà le stade de dégradation de l'association à *Epilobium Fleischeri*. Peu à peu se développe une végétation avec *Myricaria germanica* et *Hippophaë rhamnoides* comme dominantes, puis viennent les saules (*Salix purpurea* L., *S. nigricans* Smith, *S. grandifolia* Seringe, *S. daphnoides* Vill., *S. incana* Schrank); on peut bien l'observer sur les alluvions de la Romanche au-dessus du Pied du Col et dans la Vallée de la Guisane. On y voit nettement tous ces stades intéressants d'une succession déjà bien étudiée et décrite par Siegrist (1913) pour les alluvions de l'Aare en Suisse.

Tableau 5.

Association à Epilobium Fleischeri. Les relevés 3 et 4 — *facies à Hippophaë rhamnoides*	La Guisane. Tunnel du Rif Blanc 1830 m 100 m²	La Romanche. Pied du Col 1680 m 100 m²	La Guisane. Tunnel du Rif Blanc 1835 m 20 m²	La Madeleine 1790 m 20 m²
Espèces caractéristiques locales				
Hippophaë rhamnoides L.	—	—	4.3	4.4
Myricaria germanica (L.) Desv.	—	1.1	—	—
Epilobium Fleischeri Hochstetter	2.2	3.2—3	+.2	+.2
Petasites niveus Baumg.	(+)	—	(+)	(+)
Compagnes et accidentelles				
Saxifraga aizoides L.	—	+.2	—	—
Alsine rostrata Koch	+.1	—	+.2	—
Astragalus aristatus L'Hérit.	3.3	—	(+)	—
Carlina acaulis L.	+.1	—	+.1	+.1
Carduus defloratus L.	+.2	—	+.1	+.1
Euphorbia Cyparissias L.	+.1	+.1	1.1	+.1
Euphrasia salisburgensis Hoppe	+.1	—	1.1	(+)
Globularia cordifolia L.	3.2—3	—	(+)	(+)
Hieracium staticifolium All.	+.1	+.1	+.1	—
Rumex scutatus L.	—	(+)	+.1	—

Association à Epilobium Fleischeri. Les relevés 3 et 4 — *facies à Hippophaë rhamnoides*	La Guisane. Tunnel du Rif Blanc 1830 m 100 m²	La Romanche. Pied du Col 1680 m 100 m²	La Guisane. Tunnel du Rif Blanc 1835 m 20 m²	La Madeleine 1790 m 20 m²
Sedum album L.	(+)	—	2.2	+.2
Silene inflata Sm. ssp. alpina (Lam.) Schinz et Keller	—	(+)	+.1	—
Plantago serpentina All.	+.1	+.1	+.2	—
Trisetum distichophyllum P. de Beauv.	+.1	+.1—2	+.2	+.2
Erigeron acer L.	—	+.1	+.1	+.1
Poa cenisia All.	—	+.1	—	—
Astragalus Onobrychis L.	2.3—4	—	—	—
Poa alpina L.	+.2	—	+.1	+.1
Agrostis alba L.	—	+.1	—	—
Anthyllis Vulneraria L.	+.2	+.2	+.1	(+)
Helianthemum vulgare Gaertn. var. grandiflorum Roth	+.2	—	+.2	+.2
Lotus corniculatus L.	—	+.2	+.2	+.2
Onobrychis montana Lam. et DC.	2.2	+.1	2.2	3.2
Festuca duriuscula L.	1.2	—	1.2	2.2
Avena montana Vill.	+.2	—	1.2	(+)
Oxytropis campestris DC.	+.2	—	(+)	+.1
Linaria alpina (L.) Mill.	—	(+)	—	—
Agrostis alpina Scop.	—	+.1	—	—
Kernera saxatilis (L.) Reich.	—	—	(+)	—
Bromus erectus Hudson	—	—	+.2	—
Gypsophila repens L.	—	—	2.2—3	—
Asperula cynanchica L.	—	—	(+)	—
Leontodon hispidus L. var. pseudocrispus Schultz Bip.	+.1	1.1	—	—
Thymus Serpyllum L.	+.2	—	+.2	—
Trifolium pallescens Schreb.	+.2	+.2	—	—
Arabis corymbiflora Vest	—	—	+.1	+.1
Chrysanthemum Leucanthemum L. ssp. montanum (All.) Gaudin	—	—	+.1	+.1
Mousses et Lichens				
Tortula norvegica (Web. fil.) Lindb.	—	—	+.2	+.2
Tortella tortuosa (L.) Limpr.	—	—	+.2	+.2
Tortella inclinata (Hedw.) Limpr.	1.2	—	—	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Sempervivum arachnoideum L. (1), *Hieracium bupleuroides* Gmel. (1), *Salix grandifolia* Ser. (2), *S. nigricans* Smith (2), *S. purpurea* L. (2), *Dianthus carioph yllus* L. ssp. *silvester* (Wulfen) Rouy et Fouc. (1), *Sempervivum tectorum* L. (1), *S. montanum* L. (1), *Agropyron repens* (L.) P. de Beauv. (3), *Cirsium eriophorum* (L.) Scop. (3), *Hieracium glaucopsis* Gren. et Godr. (3), *Trifolium pratense* L. (3), *Alchemilla alpina* L. (3), *Achillea Millefolium* L. (4), *Satureja alpina* (L.) Scheele (3), *Briza media* L. (3, 4), *Agropyrum caninum* (L.) P. de Beauv. (4), *Rhinanthus Alectorolophus* Poll. (4), *Cirsium acaule* (L.) Weber (4), *Scabiosa lucida* Vill. (4), *Thesium pratense* Ehrh. (4), *Galium boreale* L. (4), *Sesleria caerulea* (L.) Arduino (4), *Linum catharticum* L. (4), *Botrychium Lunaria* L. (4), *Viola arenaria* DC. (4), *Laserpitium Siler* L. (4), *Cerastium arvense* L. (4), *Senecio Doronicum* L. (4), *Poa nemoralis* L. (4), *Plantago media* L. (4).

Le Myricarietum de Beger est sans doute identique avec cette végétation à *Hippophaë* et *Myricaria* au Lautaret. Comme les espèces les plus importantes de l'association à *Myricaria* à Schanfiggs l'auteur cite: *Chondrilla chondrilloides*, *Myricaria germanica*, *Hieracium florentinum*, *Erigeron acer* ssp. *droebachiensis*, *Epilobium Fleischeri*, *Hippophaë rhamnoides*, *Salix incana*, *S. purpurea*, *Linaria alpina*, *Saxifraga aizoides* et *Gypsophila repens*.

Bien qu'il existe au Lautaret, en particulier çà et là sur les bords de la Guisane, dans quelques embouchures de torrents, des groupements à *Petasites niveus*, elles n'y forment pas une association à part. Un nombre assez considérable d'espèces caractéristiques du Petasitetum nivei de Beger comme *Petasites niveus* Baumg., *Silene inflata* Sm. ssp. *alpina* (Lam.) Schinz et Keller, *Poa cenisia* All., *Trisetum distichophyllum* P. B., *Linaria alpina* (L.) Mill., *Gypsophila repens* L., etc. se trouvent pourtant dans nos relevés de l'association à *Epilobium Fleischeri* et du facies de cette association à *Hippophaë rhamnoides* et *Myricaria germanica*. Sans doute, notre association à *Epilobium Fleischeri* correspond nettement à la sous-association à *Epilobium Fleischeri* de l'association à *Petasites* (Petasitetum epilobietosum Fleischeri) de Jenny-Lips.

L'association à *Centranthus angustifolius* habite les éboulis mobiles et secs de l'étage subalpin. Sur le terrain étudié, elle occupe le plus de place sur le versant NO entre 1800 et 2100 m d'altitude, au N du Lautaret; sur ces pentes assez raides et très chaudes, cette association montre la composition donnée dans le tableau 6. Il y a un nombre assez considérable d'espèces caractéristiques locales: *Laserpitium Siler* L., *Centranthus angustifolius* DC., *Athamanta cretensis* L., *Thalictrum foetidum* L., *Vincetoxicum officinale* Moench, *Teucrium montanum* L., *Lasiagrostis Calamagrostis* Link, etc. L'aspect général de cette association est déterminé en été surtout par les belles fleurs de *Centranthus* et la *Lasiagrostis Calamagrostis*. On y voit aussi croître, serrée contre les roches et les pierres, *Rhamnus pumila* Turr.

L'association à *Centranthus angustifolius* se rapproche étroitement de l'association à *Stipa calamagrostis* (= *Lasiagrostis Calamagrostis*) décrite par Jenny-Lips, et de l'association, très semblable, à *Erysimum dubium* et *Centranthus angustifolius* du même auteur. Parmi les espèces qui sont communes à l'association à *Centranthus angustifolius* au Lautaret et à celle du Stipe-

Tableau 6.

Association à Centranthus angustifolius	1 La Lauzière 1930 m SSE 40°	2 Lauzet 1940 m S 45°	3 Les Sestrières 2000 m S 20°
Espèces caractéristiques locales	100 m²	100 m²	100 m²
Laserpitium Siler L.	2.1	2.1	3.1
Centranthus angustifolius DC.	+.2	1.2	1.2
Athamanta cretensis L.	+.1	—	+.1
Thalictrum foetidum L.	+.1	+.1	—
Vincetoxicum officinale Moench	(+)	+.1	—
Hieracium thapsifolium Arv. T.	+.1	—	—
Teucrium montanum L.	+.2	—	—
Lasiagrostis Calamagrostis Link	(+)	—	—
Laserpitium gallicum L.	—	+.1	—
Helianthemum alpestre (Jacq.) DC.	—	+.1	—
Campanula Allionii Vill.	—	(+)	—
Campanula pusilla Haenke	(+)	—	—
Scrophularia Hoppei Koch	+.1	—	—
Compagnes et accidentelles			
Rumex scutatus L.	+.2	(+)	1.2
Sedum album L.	+.2	(+)	+.2
Silene inflata Sm. ssp. alpina (Lam.) Schinz et Keller	(+)	(+)	1.2
Thymus Serpyllum L.	+.2	+.2	+.2
Galium mollugo L.	+.2	+.2	+.2
Solidago virgaurea L.	1.2	(+)	+.1
Senecio Doronicum L.	1.1	1.1	—
Galeopsis Ladanum L.	1.1	+.1	—
Scutellaria alpina L.	+.1	1.2	—
Euphorbia Cyparissias L.	+.1	1.1	—
Teucrium Chamaedrys L.	+.2	(+)	—
Trisetum distichophyllum P. de Beauv.	+.1	+.1	—
Adenostyles alpina Bluff et Fingerh.	+.1	—	—
Hieracium staticifolium All.	(+)	(+)	—
Campanula rotundifolia L.	1.2	1.2	—
Carlina acaulis L.	+.1	+.1	—
Arabis corymbiflora Vest.	+.1	+.1	—
Hippocrepis comosa L.	—	+.1	+.1
Lactuca perennis L.	—	+.1	+.1
Carduus defloratus L.	—	+.1	+.1
Bupleurum ranunculoides L.	—	+.2	+.2
Biscutella laevigata L.	+.1	—	—
Leontodon hispidus L. var. pseudocrispus Schultz Bip.	+.1	+.1	—
Nepeta Nepetella L.	+.2	(+)	—
Asperula cynanchica L.	—	+.2	—
Alsine rostrata Koch	—	+.2	—
Astragalus aristatus L'Hérit.	—	+.2	—
Globularia cordifolia L.	—	+.2—3	—
Euphrasia salisburgensis Hoppe	—	(+)	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Lotus corniculatus L. (2), *Crepis pygmaea* L. (2), *Thalictrum minus* L. (2, 3), *Paradisia Liliastrum* (L.) Bert. (3, 2), *Anemone alpina* L. (3), *Sempervivum tectorum* L. (3), *Oxytropis campestris* DC. (3), *Gentiana lutea* L. (3).

tum calamagrostidis de J e n n y - L i p s, nommons surtout *Scrophularia Hoppei* Koch, *Vincetoxicum officinale* Moench, *Lasiagrostis Calamagrostis* Link, *Sedum album* L., *Teucrium montanum* L. et *T. Chamaedrys* L. Sur les pentes raides, cette association peut exister probablement sans évolution perceptible vers toute autre association. Là où le sol est assez fixé par l'activité des plantes pour rendre possible une évolution, les espèces de l'association à *Sesleria caerulea* et *Avena montana* ou celles de l'association à *Bromus erectus* (le „Xerobrometum") s'installent peu à peu, comme on peut l'observer, par ex., sur les pentes sèches exposées au S entre la Madeleine et le Lauzet. Çà et là on trouve des taches plus ou moins grandes formées surtout par l'*Arctostaphylos uva-ursi*.

B. Associations à tapis végétal continu.

Végétation xéro- et mésophytique de l'étage subalpin.

Nous commençons notre aperçu des associations subalpines à tapis végétal plus ou moins clos par l'association la plus xérophile, celle à *Sesleria caerulea* et *Avena montana*.

Tableau 7.

Association à Sesleria caerulea et Avena montana	Les Anrichaur 2270 m S 20° 8 m²	Clot Julien 2330 m SO 15° 8 m²	Montagne de Chaillol 2350 m S 40° 8 m²	Les Grands Plats 2190 m SSO 45° 8 m²
Espèces caractéristiques locales				
Sesleria caerulea (L.) Arduino .	(+)	—	4.3	4.3
Avena montana Vill.	3.2	1.2	+.2	—
Alyssum alpestre L.	—	—	+.1	—
Artemisia atrata Lam.	—	—	1.1	—
Astragalus aristatus L'Hérit. .	+.2	2.3	(+)	2.2
Euphrasia salisburgensis Hoppe	1.1	+.1	1.2	—
Erigeron neglectus A. Kern. . .	—	+.1	—	+.1
Globularia cordifolia L.	2.2	2.2—3	—	2.3
Koeleria alpicola Gr. et G. . . .	—	—	—	(+)
Leontopodium alpinum Cass. .	+.1	—	—	—
Oxytropis campestris DC. . . .	2.2	—	2.2	+.2
Oxytropis Lapponica Gaud. . .	—	+.1	1.1	+.2
Pedicularis comosa L.	—	—	+.2	—
Pedicularis gyroflexa Vill. . . .	—	—	(+)	—
Potentilla salisburgensis Haenke	+.1	2.2	+.2	+.1

Association à Sesleria caerulea et Avena montana	Les Anrichaur 2270 m S 20° 8 m²	Clot Julien 2330 m SO 15° 8 m²	Montagne de Chaillol 2350 m S 40° 8 m²	Les Grands Plats 2190 m SSO 45° 8 m²
Compagnes et accidentelles				
Thymus Serpyllum L.	+.2	+.2	+.2	+.2
Aster alpinus L.	+.1	(+)	+.1	+.1
Cerastium arvense L.	+.1	1.1	+.1	+.2
Lotus corniculatus L.	2.2	+.2	+.2	—
Antennaria dioica Gaertn.	+.2	+.2	+.2	—
Carex sempervirens Vill.	+.2	2.2	—	+.1
Gentiana verna L.	+.1	+.1	—	+.1
Campanula Scheuchzeri Vill.	+.1	+.1	+.1	—
Cirsium acaule (L.) Weber	+.1	—	+.1	+.1
Festuca duriuscula L.	—	3.2	2.2	—
Euphorbia Cyparissias L.	—	1.1	1.1	1.1
Galium sp.	—	+.2	+.2	+.1
Agrostis alpina Scop.	2.2	2.2	—	(+)
Carlina acaulis L.	+.1	—	—	+.1
Douglasia Vitaliana (L.) Pax	+.2	—	+.2	(+)
Draba aizoides L.	+.1	+.1	—	+.2
Alsine verna Bartl.	+.1	—	+.1	—
Cotoneaster integerrima Medikus	+.1	—	+.1	—
Erigeron alpinus L. et Erigeron sp.	+.1	—	+.1	—
Veronica Allionii Vill.	+.2	+.2	—	—
Hieracium sp.	+.1	—	+.1	—
Sempervivum arachnoideum L.	—	+.2	—	—
Anthyllis Vulneraria L.	—	—	+.2	+.1
Mousses et Lichens				
Cetraria islandica (L.) Ach.	+.2	+.2	+.2	+.2
Cornicularia aculeata Ach.	+.2	+.2	—	+.2
Tortella tortuosa (L.) Limpr.	—	2.2—3	—	—
Tortula ruralis (L.) Ehrh.	—	2.2	+.2	—
Pohlia cruda Lindb.	—	—	+.2	—
Distichium montanum (Lam.) Hag.	—	—	—	+.2
Encalypta sp.	—	—	+.2	—
Bryum sp.	—	—	—	+.2

Ces relevés contenaient, en outre :

Helianthemum vulgare Gaertn. (4), *Bupleurum ranunculoides* L. (2), *Potentilla grandiflora* L. (1), *Viola arenaria* DC. (1), *Dianthus neglectus* Loisel. (1), *Alchemilla Hoppeana* (Rchb.) Dalla Torre (2), *Erigeron glandulosus* Heg. (3), *Veronica saxatilis* Jacq. (3), *Scabiosa lucida* Vill. (2), *Anthoxanthum odoratum* L. (1), *Poa alpina* L. (2), *Alchemilla pubescens* Lam. (2), *Sempervivum montanum* L. (3), *Erigeron atticus* Vill. (3), *Festuca rubra* L. (3), *Botrychium Lunaria* L. (3), *Saxifraga Aizoon* Jacq. (4), *Alsine liniflora* Heg. (4).

L'association à *Sesleria caerulea* est une des plus intéressantes du Lautaret. Elle est le mieux développée sur le versant sud de la montagne de Chaillol, entre 2200 et 2350 m. De

grands peuplements se trouvent sur les Anrichaur, au nord du terrain dit les Grands-Plats, etc. A certains endroits, les parcelles de cette association sont assez grandes pour être bien développées, mais tellement modifiées et dégradées par le pâturage qu'il est difficile de déterminer leur nature (au Nord du Pied du Col, entre Arsine et le Pas de l'Âne à Falque, au N et au SO du Clot Julien, entre la Madeleine et la Roche Colombe, etc.). La composition floristique se voit sur le tableau 7. Les Graminées *Sesleria caerulea* (L.) Arduino et *Avena montana* Vill. y tiennent les premières places; quelques Papilionacées (*Astragalus aristatus* L'Hérit., *Oxytropis campestris* DC., *O. lapponica* Gaud.), *Globularia cordifolia* L., *Artemisia atrata* Lam., *Thymus Serpyllum* L., *Douglasia Vitaliana* (L.) Pax, *Veronica Allionii* Vill., etc. y sont importantes. Entre les touffes formées surtout par *Sesleria caerulea* on voit çà et là la terre nue, un sable argileux assez dur, avec une espèce annuelle (*Euphrasia salisburgensis* Hoppe) et des Lichens (*Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cornicularia aculeata* Ach.). Sur les pentes escarpées (p. ex. sur la Montagne de Chaillol) cette terre nue est plus abondante. Le tapis végétal y est interrompu, divisé en nombreuses touffes isolées, d' espèces différentes. Ces touffes subissent au printemps pendant la fonte de la neige un glissement suffisant pour former sous chaque touffe de petites cavités très caractéristiques habitées par quelques Mousses (*Tortula ruralis* (L.) Ehrh., *Pohlia cruda* Lindb., *Distichium montanum* (Lam.) Hag., etc.). Ces Mousses sont tout à fait surprenantes sur ces pentes dépourvues d'arbres et d'arbustes, avec une insolation intense due à leur exposition en général au midi.

La figure 4 dessinée d'après une photographie de l'auteur montre mieux qu'une description les cavités à Mousses. Cette synusie de Mousses est sans doute étrangère à l'association à *Sesleria caerulea* et *Avena montana*; elle lui est néanmoins directement liée. Il n'est pas sans intérêt peut-être de mentionner ici que dans les cavités analogues de l'association à *Carex firma* et *Sesleria caerulea* dans les Alpes de Bormio, Furrer (1914) signale même un nombre de plantes hygrophiles phanérogames comme *Parnassia palustris*, *Primula farinosa*, *Pinguicula alpina*, *Bellidiastrum Michelii*.

L'association à *Sesleria caerulea* est bien connue dans les Alpes de Suisse, où elle a reçu le nom de Seslerieto-Semperviretum. Bien que les espèces dominantes, *Sesleria caerulea* et *Carex*

sempervirens, soient assez différentes dans leurs prétentions écologiques (la première étant une espèce calciphile bien prononcée, l'autre montrant un caractère vague en ce qui concerne les conditions édaphiques, mais préférant les expositions chaudes), on les trouve

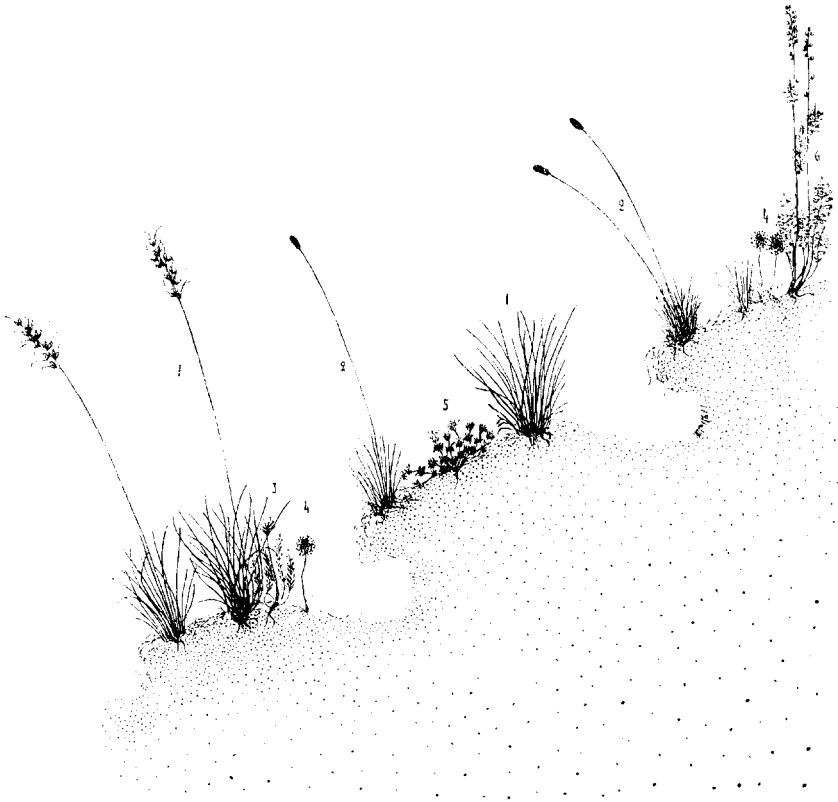


Fig. 4. Les cavités à Mousses dans l'association à *Sesleria caerulea* (2) et *Avena montana* (1) sur le versant sud de la Montagne de Chaillol. Dans la figure on voit, outre les Graminées dominantes, encore *Oxytropis campestris* (3), *Globularia cordifolia* (4), *Douglasia Vitaliana* (5) et *Artemisia atrata* (6). Les racines de ces espèces ne sont pas dessinées dans la figure.

souvent réunies, comme le montrent nos relevés et les données des phytosociologues suisses (Stebler et Schröter (1907), Brockmann (1907), Rübel (1912), Lüdi (1921), etc.). Au Lautaret pourtant, l'association à *Sesleria* est bien developpée surtout à l'adret sur les pentes raides des chaînes non-granitiques; l'association à *Carex sempervirens*, au contraire, se trouve sur les pentes des montagnes granitiques.

Le versant sud de la Montagne de Chaillol est sillonné par de nombreux torrents. Grâce à eux, l'association à *Sesleria* est interrompue peut-être plus souvent qu'ailleurs sur le territoire qui nous occupe. On y trouve une alternance très intéressante de parcelles d'associations qui se répètent avec une régularité parfaite.

Sur les pentes inclinées vers les torrents, entre la surface couverte par l'association à *Sesleria* et le fond des torrents, pentes souvent plus raides que celles qui portent l'association à *Sesleria*, il existe une association dans laquelle l'espèce dominante est *Festuca violacea*.

Elle doit être plus hygrophile que l'association à *Sesleria*. Cela se manifeste déjà dans le vert foncé et pur de l'espèce dominante, contraste remarquable avec le vert grisâtre ou même blanchâtre de *Sesleria*. La durée de la couverture de neige dans l'association à *Festuca* est sûrement plus longue que dans l'association à *Sesleria caerulea* et *Avena montana*. Les analyses des peuplements avec *Festuca violacea* comme dominante ont démontré qu'au Lautaret il n'y a pas d'espèces caractéristiques locales sauf *Festuca violacea* dans cette association, qu'on doit considérer comme très proche, sinon identique avec l'association à *Festuca violacea* et *Trifolium Thalii* de Braun-Blanquet (1926). Les autres espèces de cette association sont aussi communes, ou même plus encore, dans les associations suivantes: l'ass. à *Trisetum distichophyllum* et *Doronicum grandiflorum*, l'ass. à *Sesleria caerulea* et *Avena montana*, et l'ass. à *Carex sempervirens*. On y trouve: *Poa alpina* L., *Phaca alpina* L., *Trifolium pallescens* Schreb., *Douglasia Vitaliana* (L.) Pax, *Phyteuma orbiculare* L., *Cerastium arvense* L., *Anthyllis Vulneraria* L., etc.

Le tapis végétal dans cette association est très ouvert et ne couvre en général pas plus de 50 p. c. La forme des touffes de *Festuca violacea* est très caractéristique: toutes sont plus ou moins arquées, le centre de la courbure étant en bas.

L'association à *Bromus erectus* n'existe pas au Lautaret. Près du village de la Madeleine, sur des pentes à exposition S, à 30° d'inclinaison, à l'altitude de 1950 m environ, le relevé suivant a été noté:

Bromus erectus Huds.	3.2
Teucrium montanum L.	2.2
Astragalus aristatus L'Hérit.	3.2
Plantago serpentina All.	3.2
Carlina acaulis L.	2.1
Globularia cordifolia L.	2.3
Festuca ovina L.	2.2
Veronica Allionii Vill.	1.2—3
Hieracium Pilosella L.	1.2—3
Helianthemum vulgare Gaertn. var. grandiflorum Roth.	+.2
Lotus corniculatus L.	+.2
Bupleurum ranunculoides L.	+.1
Thymus Serpyllum L.	+.2
Cerastium arvense L.	+.1
Douglasia Vitaliana (L.) Pax	+.2
Cirsium acaule (L.) Weber	+.1
Euphorbia Cyparissias L.	+.1
Sempervivum arachnoideum L.	+.2
Galium sp.	+.1
Veronica saxatilis Jacq.	+.2
Alchemilla pubescens Lam.	+.2
Sempervivum montanum L.	+.2
Potentilla sp.	+.2
Briza media L.	+.1
Ononis cenisia L.	+.2
Teucrium Chamaedrys L.	+.2
Poterium dictyocarpum Spach	+.1
Tortella tortuosa (L.) Limpr.	+.2

Ce relevé diffère complètement du „Brometum“ analysé par Scherrer (1925) dans le „Limmattal“. Un nombre d'espèces communes avec le „Xerobrometum erecti“ de Beger (1922) s'y trouve pourtant; mais les affinités floristiques claires avec l'association à *Sesleria* nous forcent à regarder l'association à *Bromus erectus* comme un état de cette association modifié par le pâturage et par la position altitudinale relativement basse. Grâce au sol très pierreux, même quelques espèces de l'association à *Centranthus angustifolius* s'y trouvent.

En continuant notre analyse des associations subalpines au Lautaret dans l'ordre du xéromorphisme diminuant, l'association à *Festuca spadicea* suit incontestablement l'association à *Sesleria caerulea* et *Avena montana*.

En parcourant les superbes prairies subalpines d'un vert frais aux fleurs innombrables, blanches et jaunes surtout, on trouve à la limite supérieure de ces prairies mésomorphes une

végétation d'un vert grisâtre ou meme bleuâtre, qui est formée par une Graminée vigoureuse à feuilles dures: *Festuca spadicea* L. C'est l'espèce dominante et peut-être l'unique espèce caractéristique de cette association si bien marquée. Un certain nombre d'espèces (*Lilium Martagon* L., *Helianthemum vulgare* Gaertn., *Silene nutans* L., *Pulmonaria angustifolia* L., *Trifolium alpestre* L., etc.) en semblent être les espèces caractéristiques locales (v. le tableau 8); mais nos recherches ne donnent pas assez de base pour l'affirmer sans réserves.

Tableau 8.

Association à Festuca spadicea (relevés 1—5)	1 Montagne de Chaillol 2270 m S 40° 8 m²	2 Pied du Col 2100 m S 30° 8 m²	3 Lautaret 1910 m SSO 30° 8 m²	4 Crête de Chaillol 2400 m ESE 45° 8 m²	5 Les Sestrières 1870 m SSE 45° 8 m²	6 Roche Noire 2060 m E 10° 8 m²
Festuca spadicea L.	4.3	4.2	3.2	3.2	1.1	2.2
Lilium Martagon L.	—	(+)	+.1	+.1	+.1	—
Helianthemum vulgare Gaertn. var. grandiflorum Roth	2.2	—	+.1	+.2	+.2	—
Silene nutans L.	—	+.2	(+)	—	+.1	(+)
Pulmonaria angustifolia L.	+.1	+.1	—	+.1	+.1	—
Trifolium alpestre L.	+.1	—	1.1	—	3.3	—
Laserpitium Halleri Crantz	—	—	—	+.1	+.1	—
Asphodelus albus Mill. var. delphinensis (G. G.) Rouy	—	—	—	—	2.1	—
Veronica Allionii Vill.	—	—	—	+.2	+.1	—
Centaurea uniflora L.	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1
Deschampsia flexuosa Trin.	(+)	+.1	+.2	—	+.1	—
Anthoxanthum odoratum L.	—	+.1	+.1	+.1	+.1	—
Meum athamanticum Jacq.	+.2	2.3	3.2	+.2	3.3	+.1
Galium tenue cf.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1
Crepis conyzifolia (Gouan) Dalla Torre	—	(+)	+.1	1.2	+.1	+.1
Festuca rubra L.	1.2	3.2	—	1.2	—	+.2
Trifolium montanum L.	+.1	+.2	+.1	—	+.1	—
Thymus Serpyllum L.	+.2	—	+.2	—	+.2	+.2
Potentilla grandiflora L.	—	—	+.1	+.1	+.1	+.2
Gentiana Kochiana Perr. et S.	—	—	+.1	1.1	(+)	1.1
Phyteuma spicatum L.	—	—	+.1	+.1	+.1	+.1
Arnica montana L.	—	+.2	+.1	+.1	—	+.1
Plantago alpina L. (incl. P. serpentina All.)	—	—	+.1	+.1	1.1	+.1
Anemone alpina L.	+.1	—	+.1	—	—	+.1
Carex sempervirens Vill.	1.2	—	—	+.2	—	+.2
Lotus corniculatus L.	+.2	—	2.2	—	(+)	—
Cirsium acaule (L.) Weber	—	—	+.1	+.1	—	+.1
Chrysanthemum Leucanthemum L. ssp. montanum (All.) Gaud.	—	+.1	+.1	+.1	—	(+)
Trifolium pratense L.	+.1	(+)	+.1	—	—	—
Rhinanthus Alectorolophus Poll.	+.1	—	+.1	—	(+)	—

Association à Festuca spadicea (relevés 1—5)	1 Montagne de Chaillol 2270 m S 40° 8 m²	2 Pied du Col 2100 m S 30° 8 m²	3 Lautaret 1910 m SSO 30° 8 m²	4 Crête de Chaillol 2400 m ESE 45° 8 m²	5 Les Sestrières 1870 m SSE 45° 8 m²	6 Roche Noire 2060 m E 10° 8 m²
Phyteuma orbiculare L.	+.1	+.1	+.1	—	—	—
Campanula barbata L.	+.1	+.1	(+)	—	—	—
Ranunculus montanus Willd.	—	+.1	+.1	+.1	—	—
Botrychium Lunaria L.	—	+.1	—	+.1	—	+.1
Hypericum Richeri Vill.	—	+.1	(+)	—	+.1	—
Pedicularis sp.	—	+.1	+.1	—	+.1	—
Trifolium alpinum L.	—	2.3	+.2	—	—	4.3
Crepis pontana (L.) Dalla Torre	—	—	+.1	—	+.1	+.1
Briza media L.	+.1	—	1.1	—	+.1	—
Polygonum viviparum L.	—	—	+.1	+.1	—	+.1
Anemone narcissiflora L.	—	+.1	—	—	—	+.1
Bupleurum ranunculoides L.	—	—	+.1	—	+.1	—
Laserpitium latifolium L.	—	—	(+)	—	+.1	—
Antennaria dioeca Gaertn.	—	—	+.2	—	—	+.2
Hieracium prenanthoides Vill.	+.2	+.2	—	—	—	—
Galium verum L.	—	+.2	—	—	(+)	—
Sieversia montana (L.) R. Br.	—	(+)	—	+.1	—	—
Pedicularis tuberosa L.	—	—	—	+.1	—	+.1
Alchemilla vulgaris L.	—	—	+.1	+.1	—	—
Senecio Doronicum L.	—	—	+.1	—	+.1	—
Luzula silvatica (Huds.) Gaud. ssp. Sieberi (Tausch) Buchenau	—	—	—	1.2	+.1	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Onobrychis montana Lam. et DC. (1), *Scabiosa lucida* Vill. (1), *Veratrum album* L. (2), *Hippocrepis comosa* L. (3), *Phyteuma betonicaefolium* Vill. (4), *Dianthus neglectus* Loisel. (4), *Cerastium arvense* L. (2), *Alchemilla pubescens* Lam. (5), *Hieracium Pilosella* L. (5), *Euphorbia Cyparissias* L. (5), *Sedum montanum* Perr. et Song. (5), *Campanula rhomboidalis* L. (3), *Agrostis alpina* Scop. (6), *Carex praecox* Jacq. (5), *Lathyrus pratensis* L. (1), *Trisetum flavescens* P. B. (1), *Hypochoeris uniflora* Vill. (1), *Ranunculus pyrenaeus* L. (2), *Viola calcarata* L. (2), *Geranium silvaticum* L. (1), *Potentilla erecta* (L.) Hampe (2), *Leontodon hispidus* L. (4), *Rumex acetosa* L. (5), *Poa alpina* L. (6), *Potentilla aurea* L. (6), *Aster alpinus* L. (6).

Festuca spadicea a au Lautaret une amplitude écologique assez étroite, comme le montre la position des peuplements de cette espèce entre des parcelles à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina* (en bas) et à *Sesleria caerulea* (en haut). Elle demande une couverture de neige plus épaisse que la *Sesleria*. Çà et là sur de petites élévations, on la trouve remplacée par *Trifolium alpinum*, espèce qui résiste mieux aux vents glacials de l'hiver. Ces taches à *Trifolium* ne sont pas rares. L'auteur

les a observées surtout sur la Montagne de Chaillol (relevé 6 du tableau 8) et dans le voisinage du Rocher Blanc (à l'ouest de la Pyramide de Laurichard). Ces taches à *Trifolium alpinum* doivent-elles être considérées comme une association à part? On ne saurait le dire, car cette espèce est favorisée par le pâturage.

L'écologie de l'association à *Festuca spadicea* se manifeste le mieux dans cette espèce caractéristique, Graminée puissante si bien caracterisée par J. Bär dans sa monographie du Val Onsernone (1914). La face supérieure de la feuille est profondément sillonnée. Dans le stade enroulé, la face inférieure des feuilles étant la plus exposée à l'influence des facteurs de l'habitat, la cuticule en est bien développée, ainsi que les parois extérieures des cellules épidermiques; c'est la structure classique des Graminées xérophiles.

Braun-Blanquet a déjà signalé dans le Briançonnais des peuplements de *Festuca spadicea*. Dans son rapport sur une reconnaissance phytosociologique (1926), il leur consacre les lignes suivantes: „Les prairies fauchables, sèches, non irriguées, situées vers la limite des forêts sur sol siliceux appartiennent surtout à deux types: a) un type plus sec à *Festuca spadicea* et *Centaurea uniflora*, répandu par exemple sur les versants ensoleillés (roches moutonnées) autour de Laval (Vallée de la Clairée, 1.850—2.000 m), et près de Rif Tord (1.900—2.000 m) b) un type plus frais à *Festuca violacea* . . ."

Ce type plus sec à *Festuca spadicea* et *Centaurea uniflora* correspond sans doute à notre association à *Festuca spadicea*. De même le sous-type à *Festuca spadicea* du type à *Carex sempervirens* de la formation des prairies sèches de J. Bär (1914) se rattache à notre association, comme le montre une comparaison de nos relevés avec ceux de J. Bär. Dans un peuplement à *Festuca spadicea* sur le versant sud de la Cima di Tramone et du Pizzo Peloso, le dit auteur a signalé p. ex.: *Botrychium Lunaria, Anthoxanthum odoratum, Festuca rubra, Carex sempervirens, Silene nutans, Anemone alpina, Sieversia montana, Pedicularis tuberosa, Phyteuma hemisphaericum, P. betonicaefolium, Arnica montana, Hypochoeris uniflora*, etc.

Les prairies subalpines mésophytes du Lautaret offrent pour une analyse phytosociologique des difficultés considérables. Elles sont d'une composition floristique beaucoup plus complexe que les autres associations. Mais les difficultés principales dé-

rivent sûrement de l'influence exercée par l'homme dans ces prairies fauchables. Si elles ont conservé dans leurs traits fondamentaux leur caractère primaire, c'est tout d'abord grâce au fait qu'on ne les engraisse pas; mais le fauchage, le séjour des tas de foin, etc. influencent la végétation chaque année, la rendant plus hétérogène qu'elle ne serait sans ces influences exercées sur une végétation mûre. Il se forme des taches d'un caractère accidentel où dominent ici une espèce, là une autre, sans aucune régularité.

L'association fondamentale qui règne ici, assez souvent sous une forme plus ou moins modifiée par le facteur mentionné ci-dessus, est l'association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*.

La composition floristique de cette association se voit dans le tableau 9. Le nombre de ses espèces caractéristiques locales est assez considérable. L'association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina* semble appartenir au type plus frais à *Festuca violacea* que Braun-Blanquet distingue dans les prairies fauchables subalpines briançonnaises (Braun-Blanquet, 1926), où les espèces suivantes sont importantes: *Luzula pediformis*, *Anemone sulfurea*, *Potentilla grandiflora*, *Lathyrus luteus*, *Geranium rivulare*, *Laserpitium Panax*, *Pimpinella magna*, *Chaerophyllum Villarsii*, *Pulmonaria azurea*, *Pedicularis incarnata*, *Rhinanthus subalpinus*, *Erigeron atticus*, *Crepis montana*, *C. blattarioides*, *Hieracium prenanthoides* et *Hieracium* spec. div., etc. Ce sont, en effet, surtout des espèces qu'on trouve dans l'association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*, ou dans l'association à *Centaurea montana* (v. p. 66).

On trouve beaucoup d'espèces à fleurs grandes et bien colorées dans l'association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*. La masse de la matière végétale par mètre carré dépasse sûrement celle de toutes les associations déjà considérées. Beaucoup d'espèces atteignent la hauteur d'un demi-mètre. Sous cette strate supérieure se développe une autre strate d'herbes de petite taille dont les représentants sont assez nombreux. *La strate muscinale manque toujours.* Il ne nous a pas été permis de voir l'association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina* sous son aspect printanier; la Soldanelle et le Narcisse y jouent probablement un rôle important. Toujours est-il que cette association est bien saturée pendant toute la période de végétation, tout au moins durant le temps de la floraison des espèces

différentes qui la forment. La dernière est le *Colchicum autumnale*, dont les grandes fleurs lilas pâle ornent les prairies déjà fanées.

Tableau 9.

Association à Meum athamanticum et Anemone alpina	1	2	3
		Lautaret	
	2050 m	2100 m	2100 m
	E	NE	SE
	10°	15°	15°
	8 m²	8 m²	8 m²
Espèces caractéristiques locales			
Meum athamanticum Jacq.	4.4	3.3	4.2
Anemone alpina L.	2.2	2.3	2.1
Anemone narcissiflora L.	+.1	+.1	+.1
Campanula rhomboidalis L.	1.1	+.1	+.1
Gentiana Kochiana Perr. et S.	+.1	+.1	+.1
Agrostis alpina Scop.	1.2	2.2	+.1
Phyteuma orbiculare L.	+.1	+.1	+.1
Hypericum Richeri Vill.	+.1	+.1	+.1
Crepis pontana (L.) Dalla Torre	+.1	2.1	+.1
Soldanella alpina L.	+.1	1.1	+.1
Alchemilla pubescens Lam.	—	+.1	+.1
Arnica montana L.	+.1	+.1	(+)
Thesium alpinum L.	—	+.1	1.1
Compagnes et accidentelles			
Scabiosa lucida Vill.	+.2	+.1	—
Centaurea uniflora L.	+.1	+.1	+.1
Lotus corniculatus L.	2.1	+.2	+.1
Anthoxanthum odoratum L.	+.1	+.1	+.1
Trifolium pratense L.	+.1	(+)	+.1
Polygonum viviparum L.	1.1	+.1	1.1
Bartsia alpina L.	+.1	+.1	+.1
Trollius europaeus L.	+.1	+.1	+.1
Leontodon hispidus L.	+.1	+.1	+.1
Luzula silvatica (Huds.) Gaud. ssp. Sieberi Buch.	+.1	+.1	+.1
Anthyllis Vulneraria L.	+.1	+.1	+.1
Festuca spadicea L.	1.2	+.2	—
Onobrychis montana Lam. et DC.	—	(+)	+.1
Veratrum album L.	+.2	(+)	—
Trifolium montanum L.	+.1	(+)	+.1
Polygala amara L. ssp. amarella Cr.	—	+.1	+.1
Thymus Serpyllum L.	+.2	—	+.2
Sedum montanum Perr. et Song.	—	+.1	+.1
Potentilla grandiflora L.	+.1	—	+.1
Chrysanthemum Leucanthemum L.	+.1	—	+.1
Helianthemum vulgare Gaertn.	—	+.1	+.1
Galium tenue cf.	+.1	—	+.1
Campanula barbata L.	—	+.1	+.1
Ranunculus montanus Willd.	+.1	+.1	—
Trifolium alpinum L.	—	2.2	(+)
Plantago alpina L. (incl. P. serpentina All.)	+.1	+.1	—
Geranium silvaticum L.	+.1	(+)	—
Allium Schoenoprasum L.	+.1	—	+.1

Association à Meum athamanticum et Anemone alpina	1	2	3
		Lautaret	
	2050 m	2100 m	2100 m
	E	NE	SE
	10°	15°	15°
	8 m²	8 m²	8 m²
Narcissus poëticus L.	+.1	—	+.1
Poa alpina L.	—	(+)	+.1
Pedicularis incarnata Jacq.	—	+.1	+.1
Carex sp.	+.2	—	+.2
Euphrasia minima Jacq.	+.1	+.1	—
Gentiana campestris L.	+.1	—	+.1
Linum alpinum Jacq.	+.1	—	—
Hieracium spp.	+.1	+.1	+.1
Festuca violacea Gaud.	—	—	+.1

Ces relevés contenaient, en outre:

Carex sempervirens Vill. (1), *Laserpitium latifolium* L. (3), *Phyteuma spicatum* L. (1), *Lathyrus pratensis* L. (3), *Trisetum flavescens* P. B. (1), *Rhinanthus Alectorolophus* Poll. (3), *Pulmonaria angustifolia* L. (1, 3), *Galium verum* L. (1), *Viola calcarata* L. (1), *Briza media* L. (3), *Colchicum autumnale* L. (3), *Sanguisorba officinalis* L. (3), *Gymnadenia conopea* R. Br. (3), *Linum catharticum* L. (3), *Gentiana punctata* L. (2), *Potentilla aurea* L. (1), *Myosotis alpestris* Schm. (2), *Selaginella selaginoides* Link (2), *Nigritella nigra* (L.) Rchb. (2), *Gentiana lutea* L. (2), *Androsace obtusifolia* All. (3).

A cet état de saturation parfaite dans le temps correspond une saturation non moins complète dans l'espace, surtout dans la strate souterraine. Un certain nombre d'espèces ont les racines longues (v. la fig. 5) qui descendent dans le sol argilo-sablonneux jusqu'à 70 cm et davantage (*Meum athamanticum*, *Anemone alpina*, *Veratrum album*). Les autres ont les racines gonflées comme *Campanula rhomboidalis*, ou des bulbes (*Colchicum*, *Narcissus*). Les racines de ces espèces à bulbes ne descendent d'ordinaire pas au delà de 15 à 25 cm. Des hémiparasites: *Rhinanthus Alectorolophus*, *Thesium alpinum* ont seuls des racines d'une longueur de 3 à 5 cm. La plupart des espèces se tiennent entre ces extrêmes.

Le sol de ces prairies à *Meum athamanticum* est un sable argileux friable, de couleur brune noirâtre jusqu'à une profondeur de 10 à 20 cm. Il contient sans doute assez peu d'humus. Dans les couches plus profondes, la couleur du sol devient d'un brun plus clair sans changement sensible de ses propriétés; on trouve assez de pierres même dans les premiers 10 à 20 cm. Leur nombre augmente rapidement avec la profondeur. Les vers de terre descendent à peu près jusqu'à la même profondeur que

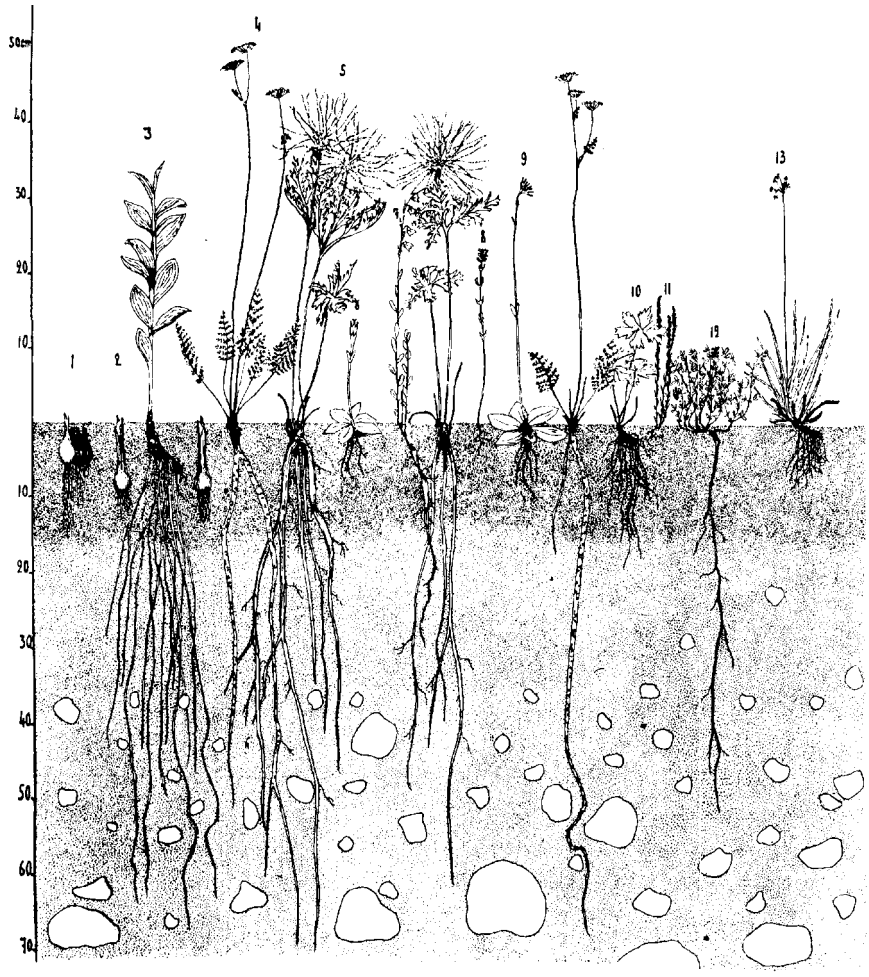


Fig. 5. Un profil dans l'association à Meum athamanticum et Anemone alpina. La couche supérieure du sol argilo-sablonneux, d'une teinte grise brunâtre, contient des racines des espèces suivantes: (1) Narcissus poëticus, (2) Colchicum autumnale. (6) Gentiana Kochiana, (9) Arnica montana, (10) Trollius europaeus, (13) Luzula silvatica, et des hémiparasites (8) Rhinanthus Alectorolophus et (11) Thesium alpinum. Beaucoup plus longues sont les racines des espèces suivantes: (3) Veratrum album, (4) Meum athamanticum, (5) Anemone alpina et (12) Lotus corniculatus.

les racines les plus longues; nous en avons observés à une profondeur de 60 cm.

La prairie subalpine mésophytique était probablement partiellement boisée autrefois. Mais il nous semble que cette partie

n'était pas grande, surtout au nord de la route nationale de Grenoble à Briançon. Les prairies qui se trouvent sur la rive gauche du torrent du Lautaret, au contraire, portent même de nos jours des mélèzes isolés et pas mal de buissons d'*Alnus viridis*. Il se peut qu'ici les prairies subalpines aient gagné du terrain sous l'action de l'homme.

Dans les bois de Mélèze, p. ex., dans les forêts entre le Rocher de Guerre et le Lauzet, le *Vaccinium Myrtillus* règne d'ordinaire; mais on y trouve par endroits une végétation dont l'affinité avec celle des prairies subalpines mésophytes est évidente. A côté de *Vaccinum Myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Solidago virgaurea*, etc. on y trouve: *Hieracium prenanthoides* Vill., *Anemone alpina* L., *Festuca rubra* L., *Pulmonaria angustifolia* L., *Phyteuma spicatum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Phyteuma Halleri* All., *Veratrum album* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Laserpitium Halleri* Crantz, etc.

Mais les prairies subalpines mésophytes n'ont pas toujours gagné du terrain au Lautaret. Dans la vallée de la Guisane, entre les Prés Brunets et le Lauzet, on trouve des prairies souvent modifiées et dégradées par le pâturage, par l'engraissement, etc.; leur composition floristique ne laisse pourtant aucun doute sur leur origine: elles dérivent de prairies subalpines mésophytes. Certainement, elles sont çà et là transformées en pâturages (p. ex. entre le Pied du Col et le Rocher Blanc) ou même changées entièrement par l'agriculture.

Les restes des prairies subalpines qu'on observe entre la Madeleine et le Lauzet ne sont pas seulement modifiés sensiblement par l'action humaine, mais aussi leur position altitudinale a causé des changements importants dans leur composition floristique, qui les distinguent des prairies subalpines plus élevées.

Actuellement, les prairies subalpines mésophytes montent à l'est et à l'ouest de la route du Galibier, jusqu'au Chalet la Mandette, à une altitude de 2300 m environ; dans la vallée du Torrent de la Roche Noire, jusqu' à 2250 m (c'est-à-dire sur la rive gauche à l'exposition sud, puisque sur la rive droite elles ne montent pas si haut). Ces prairies atteignent leur plus grande étendue au Lautaret au nord de la route nationale de Grenoble à Briançon, entre la route du Galibier et le lieu dit le Pal. Au sud de cette route, elles se continuent au delà du torrent du Lautaret sur les versants nord et

NO de la Pyramide de Laurichard, où elles montent avec une composition déjà modifiée jusqu'à 2150 m environ. Ces prairies atteignent leur élévation maximale au Lautaret sur le versant SE de la Montagne de Chaillol, où on les observe encore à 2350 m d'altitude.

Dans les prairies subalpines, sur les terrains coupés par des torrents et surtout sur les pentes peu inclinées, on trouve une végétation luxuriante de hautes herbes vivaces — l'association à *Centaurea montana*. Ces prairies à hautes herbes („Hochstaudenwiesen") portent en hiver une couverture de neige plus épaisse que l'association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*. Cela s'explique par leur habitat, favorable à une pareille accumulation. On peut supposer qu'ici le printemps arrive un peu plus tard que dans l'association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*, et que les réserves d'eau y sont plus grandes qu'ailleurs dans les prairies subalpines mésophytes. Elles sont aussi mieux approvisionnées d'eau en été, grâce à leur situation.

Tableau 10.

Association à Centaurea montana Les relevés 3 et 4 représentent le facies à Orobus luteus L.	Montagne de Chaillol 2200 m 25° 8 m²	Lautaret 2100 m 10° 8 m²	Pyramide de Laurichard 2000 m — 8 m²	Lautaret 2020 m 10° 8 m²
Espèces caractéristiques locales				
Centaurea montana L.	+.1	(+)	1.1	+.1
Trisetum flavescens P. de Beauv.	1.1	+.1	2.2	+.1
Pimpinella major (L.) Huds.	+.1	+.1	+.1	+.1
Gentiana lutea L.	+.1	+.2	(+)	+.1
Orobus luteus L.	—	—	2.1	2.1
Heracleum Sphondylium L.	2.1	+.1	+.1	—
Laserpitium latifolium L.	2.1	+.1	—	4.1
Knautia silvatica (L.) Duby	1.1	1.1	—	—
Compagnes et accidentelles				
Anemone alpina L.	+.1	2.2	+.1	+.1
Vicia Cracca L.	+.1	+.1	+.1	+.1
Lathyrus pratensis L.	1.1	+.1	+.1	+.1
Geranium silvaticum L.	+.1	1.1	2.1	+.1
Meum athamanticum Jacq.	+.2	2.2	+.1	2.2
Onobrychis montana Lam. et DC.	(+)	3.3	(+)	+.2
Rumex arifolius All.	—	+.1	+.1	+.1
Silene inflata Sm.	+.1	—	+.1	+.1
Myosotis alpestris Schm.	+.1	—	+.1	+.1
Campanula rhomboidalis L.	1.1	+.1	—	+.1
Centaurea uniflora L.	+.1	+.1	—	+.1
Trifolium pratense L.	+.1	1.2	—	+.2
Alchemilla vulgaris L.	+.1	—	+.1	+.1

Association à Centaurea montana Les relevés 3 et 4 représentent le facies à Orobus luteus L.	Montagne de Chaillol 2200 m 25° 8 m²	Lautaret 2100 m 10° 8 m²	Pyramide de Laurichard 2000 m — 8 m²	Lautaret 2020 m 10° 8 m²
Leontodon hispidus L.	+.1	+.1	—	+.1
Festuca rubra L.	(+)	—	1.2	3.2
Polygonum viviparum L.	—	1.1	+.1	+.1
Scabiosa lucida Vill.	+.1	—	+.1	+.1
Chrysanthemum Leucanthemum L.	(+)	+.1	—	+.1
Crepis blattarioides (L.) DC.	2.2	+.2	—	—
Thalictrum aquilegifolium L.	—	—	1.1	+.1
Hieracium spp.	+.1	+.1		
Rhinanthus Alectorolophus Poll.	+.1	+.1	—	—
Festuca violacea Gaud.	1.3	1.2	—	—
Achillea Millefolium L.	+.1	+.1	—	—
Poa nemoralis L.	+.2	—	(+)	—
Tragopogon pratensis L.	(+)	+.1	—	—
Carduus defloratus L.	(+)	+.1	—	—
Phleum alpinum L.	(+)	+.1	—	—
Polygala amara L. ssp. amarella Cr.	—	1.1	—	+.1
Trollius europaeus L.	—	—	+.1	+.1
Allium Victorialis L.	—	—	1.1	+.1
Astrantia major L.	—	—	2.2	+.1
Soldanella alpina L.	—	—	1.1	1.1

Ces relevés contenaient, en outre:

Dactylis glomerata L. (1), *Aconitum lycoctonum* L. (3), *Hypericum quadrangulum* Crtz. (3), *Veratrum album* L. (3), *Crepis pontana* (L.) Dalla Torre (1), *Tussilago Farfara* L. (1), *Thlaspi brachypetalum* Jord. (1), *Phyteuma orbiculare* L. (1), *Erigeron atticus* Vill. (1), *Erigeron alpinus* L. (1), *Solidago virgaurea* L. (1), *Rumex Acetosa* L. (1), *Festuca spadicea* L. (1, 4), *Narcissus poëticus* L. (2), *Silene nutans* L. (2), *Equisetum palustre* L. (2), *Phyteuma betonicaefolium* Vill. (2), *Euphrasia hirtella* Jord. (2), *Ranunculus pyrenaeus* L. (2), *Lotus corniculatus* L. (2) *Daphne Mezereum* L. (2), *Euphorbia Cyparissias* L. (2), *Agrostis vulgaris* With. (2), *Gentiana Kochiana* Perr. et Song. (4), *Lilium Martagon* L. (4), *Ranunculus montanus* Willd. (4), *Anthoxanthum odoratum* L. (4), *Hypericum Richeri* Vill. (4), *Anthyllis Vulneraria* L. (4), *Gentiana verna* L. (4), *Gentiana campestris* L. (4), *Anemone narcissiflora* L. (4), *Viola calcarata* L. (4), *Euphrasia Rostkoviana* cf. (4).

La composition floristique de cette association à *Centaurea montana* au Lautaret est donnée dans le tableau 10. Elle montre ici comme espèces caractéristiques locales: *Centaurea montana* L., *Trisetum flavescens* P. de Beauv., *Pimpinella major* (L.) Huds., *Gentiana lutea* L., *Orobus luteus* L., *Heracleum Sphondylium* L., *Laserpitium latifolium* L., *Knautia silvatica* (L.) Duby. Aucune de ces espèces n'est une caractéristique exclusive; tout de même, la préférence de l'association à *Centaurea montana* au Lautaret paraît être certaine.

Il faut ajouter aux relevés typiques 1 et 2 les relevés 3 et 4 qui peut-être sont des représentants d'une association à part. Ils sont caractérisés surtout par la présence d'*Orobus luteus* L. et d'*Allium Victorialis* L. et se trouvent dans la vallée du torrent du Lautaret, sur le terrain qui jadis était probablement boisé.

Dans l'association à *Centaurea montana*, un nombre considérable d'espèces surpasse 0.5 m et quelques espèces même 1 m. Les plantes de haute taille sont si abondantes qu'il reste peu de place pour les petites, parmi lesquelles mentionnons surtout *Festuca violacea* Gaud. Le sol est en général très pierreux.

Il nous reste encore à communiquer quelques données relatives à l'anatomie des plantes des associations à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina* et à *Centaurea montana*. Ces mésophytes à taille souvent moyenne ou même grande diffèrent sensiblement, dans leur structure anatomique, des petites plantes des prés à neige. Une comparaison des données correspondantes (p. 41 et 68) le montre nettement.

	Nombre des stomates sur 1 mm²	
	Face supérieure de la feuille	Face inférieure de la feuille
Anemone alpina L.	51	103
Crepis pontana (L.) DallaTorre	67	133
Campanula rhomboidalis L.	56	328
Centaurea montana L.	40	196
Gentiana lutea L.	52	93
Anemone narcissiflora L.	—	57
Gentiana Kochiana Perr. et S.	65	92
Phyteuma orbiculare L.	41	143
Hypericum Richeri Vill.	—	241
Arnica montana L.	47	66
Centaurea uniflora L.	73	129

D'abord, la diminution du nombre des stomates par unité de la face supérieure des feuilles dans les prairies subalpines mésophytes, par rapport aux prés à neige, en résulte clairement. Ce fait intéressant est en concordance remarquable avec le résultat obtenu chez les plantes macrophylles de la vernaie (v. plus bas, p. 81), où les stomates manquent en général complètement sur la face supérieure. Ce caractère intermédiaire des plantes des prairies subalpines se manifeste aussi dans la structure et

la forme des cellules épidermiques de ces plantes, comme le montrent la figure 6 et les figures 3 et 7.

Sur les coupes transversales, on voit chez ces espèces (sauf chez *Gentiana lutea*) le tissu palissadique (1 à 2 couches) de caractère ordinaire, pas très serré d'ailleurs.

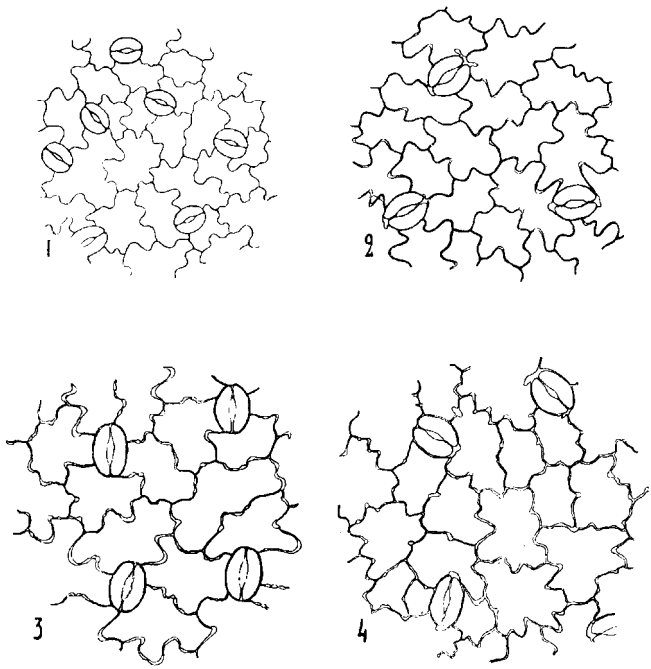


Fig. 6. Structure de l'épidermis inférieure des espèces suivantes: Centaurea montana L. (1), Crepis pontana (L.) Dalla Torre (2), Anemone alpina L. (3), Gentiana lutea L. (4).

Végétation hygrophile de l'étage subalpin et alpin.

Sur le terrain occupé en général par les prairies subalpines se trouvent assez souvent des localités marécageuses, dans lesquelles se développent des associations très différentes, quant à leur écologie, de la végétation mésophyte voisine. On peut commencer cette série d'associations par l'association à *Sanguisorba officinalis* et *Allium Schoenoprasum*.

La composition floristique de cette association assez pauvre en espèces caractéristiques locales peut être déduite des quatre relevés dans le tableau 11. Sans doute, ses espèces caractéristiques, *Sanguisorba officinalis* L., *Colchicum autumnale* L., *Narcissus poëticus* L. et *Gymnadenia conopea* R. Br., sont assez fréquentes dans les prairies subalpines proprement dites, mais leur fréquence et

Tableau 11.

Association à Sanguisorba officinalis et Allium Schoenoprasum	Chalet du PLM 2000 m	Les Sestrières 1980 m S	Le Pal 2040 m	La Mandette 2080 m S
	3—5⁰	5⁰	5⁰	3—5⁰
	8 m²	8 m²	8 m²	8 m²
Espèces caractéristiques locales				
Sanguisorba officinalis L.	3.3	4.4	4.4	—
Allium Schoenoprasum L.	1.1	+.1	+.1	1.1
Cirsium acaule (L.) Weber	+.1	+.1	+.1	+.1
Colchicum autumnale L.	+.1	1.1	+.1	1.1
Narcissus poëticus L.	+.1	+.1	+.2	2.2
Gymnadenia conopea R. Br.	+.1	(+)	+.1	1.1
Compagnes et accidentelles				
Briza media L.	+.1	+.1	+.1	+.1
Polygonum viviparum L.	1.1	1.1	1.1	1.1
Trollius europaeus L.	+.1	+ 1	+.1	2.1
Onobrychis montana Lam. et DC.	—	+.2	+.1	+.2
Chrysanthemum Leucanthemum L.	—	+.1	+.1	+.1
Potentilla erecta (L.) Hampe	2.2	—	1.2	+.1
Bartsia alpina L.	+.2	—	1 ex.	1.1
Linum catharticum L.	+.1	—	+.1	+.1
Carex Goodenowii Gay	+.2	2.2	—	1.1
Equisetum palustre L.	—	1.1	+.1	2.2
Festuca rubra L.	—	—	+.2	+.2
Lotus corniculatus L.	—	—	+.2	+.2
Lathyrus pratensis L.	—	+.1	—	—
Trifolium pratense L.	—	—	—	+.2
Molinia caerulea Moench	2.2	—	1.2	—
Sweertia perennis L.	+.1	—	+.1	—
Parnassia palustris L.	+.1	—	—	+.1
Vicia Cracca L.	—	+.1	+.1	—
Carex panicea L.	—	—	+.2	—
Carex diversicolor Crantz	—	—	+.1	—
Deschampsia caespitosa P. de Beauv.	—	1.2	1.2	—
Leontodon hispidus L.	—	—	+.1	1.1
Sesleria caerulea (L.) Arduino	—	+.2	+.2	+.2
Brunella vulgaris L.	—	—	+.1	+.1
Agrostis alba L.	+.1	—	—	+.1
Carex ferruginea Scop.	+.1	—	2.2	—
Mousses				
Chrysohypnum sp.	+.2	—	+.2	—
Cratoneurum glaucum (Lam.) Broth.	—	—	—	2.2
Drepanocladus revolvens (Sw.) Moenkem.	4.4	—	—	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Anemone alpina L. (2), *Carex sempervirens* Vill. (4), *Anemone narcissiflora* L. (2, 3), *Trifolium montanum* L. (2, 3), *Alchemilla pubescens* Lam. (2), *Agrostis alpina* Scop. (3), *Rhinanthus Alectorolophus* Poll. (2), *Phyteuma orbiculare* L. (2, 4), *Meum athamanticum* Jacq. (2, 3), *Plantago alpina* L. (2, 4), *Soldanella alpina* L. (4), *Campanula thyrsoides* L. (3), *Astrantia major* L. (3), *Rhinanthus minor* Ehrh. (1), *Plantago media* L. (2), *Galium boreale* L. (3), *Thesium pratense* Ehrh. (3), *Pimpinella major* (L.) Huds. (3), *Polygala amara* L. (4), *Gentiana lutea* L. (4).

leur abondance dans l'association discutée sont sûrement plus grandes que là. A ces espèces caractéristiques se joignent nombre de plantes plus ou moins hygrophiles comme *Equisetum palustre* L., *Molinia caerulea* Moench, *Parnassia palustris* L., quelques *Carex*, etc., et assez de mésophytes.

Les habitats préférés de l'association à *Sanguisorba officinalis* et *Allium Schoenoprasum* sont de petites dépressions et cuvettes à fond plat. Pendant l'été, le sol y est plus humide que dans la véritable prairie subalpine. On remarque aussi que le sable argileux y est d'une couleur plus foncée que dans l'association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*. Certainement, la couverture hivernale de neige dans les terrains occupés par l'association à *Sanguisorba* est d'une épaisseur plus considérable que dans les prairies environnantes. La strate muscinale est d'ordinaire présente et se compose de *Chrysohypnum*, *Cratoneurum glaucum* et *Drepanocladus revolvens*.

L'association à *Carex Davalliana* et *Swertia perennis* est clairement plus hygrophile que l'association à *Sanguisorba officinalis* et *Allium Schoenoprasum*. Pour la composition floristique de cette association, qui a des relations claires avec certaines associations de l'Europe boréale, nous renvoyons le lecteur au tableau 12. Cette végétation diffère complètement de la végétation des prairies mésophytes, comme le montre une analyse attentive des données des tableaux 9, 10 et 12. Seulement parmi les espèces accidentelles et les espèces très répandues dans les associations alpines et subalpines comme *Bartsia alpina* L., *Polygonum viviparum* L., *Selaginella selaginoides* Link, on trouve quelques plantes communes. C'est une végétation naine dont la plupart des espèces ne mesure que 20 à 30 cm. Seulement le *Phragmites*, la jolie *Swertia perennis*, la *Valeriana dioica* et l'*Eriophorum* s'élèvent plus haut. L'habitat de cette association caractéristique ressemble beaucoup à celui de l'association précédente, mais le sol en est plus argileux et souvent saturé d'eau même en été. Les couches supérieures sont plus ou moins riches en substances organiques en décomposition. La couleur en est noirâtre et du même caractère que celle des sols des prés très humides des pays boréaux.

Aux associations hygrophiles décrites se joint au Lautaret encore l'association à *Trichophorum caespitosum* comme l'association principale des marais de l'étage subalpin ou de l'étage alpin.

Cette association est au Lautaret représentée dans l'étage subalpin par deux facies déterminés par la dominance respective d'une des espèces dominantes — du *Schoenus* ou du *Trichophorum*. La composition floristique (v. le tableau 12) ressemble beaucoup à celle de l'association à *Carex Davalliana* et *Sweertia perennis*. Les espèces moins hygrophiles ne s'y trouvent que plus ou moins accidentellement.

Tableau 12.

1. *Association à Trichophorum caespitosum* (relevés 1—3: facies à Schoenus ferrugineus, 4: à Trichophorum caespitosum[1])). 2. *Association à Carex Davalliana et Swertia perennis* (relevés 5—7).	Montagne de Chaillol 2020 m — 2 m²	Col du Lautaret 1970 m 5° 8 m²	La Madeleine 1800 m — 8 m²	Pyramide du Lauri-chard 1990 m 10° 2 m²	Les Sestrières 1990 m — 2 m²	Montagne de Chaillol 2040 m 10° 8 m²	Montagne de Chaillol 2030 m — 8 m²
Primula farinosa L. . . .	+.1	+.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
Parnassia palustris L. . .	+.1	+.1	+.1	1.1	1.1	+.1	+.1
Pinguicula vulgaris L. .	—	+.1	(+)	+.1	+.1	+.1	+.1
Bartsia alpina L.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.2	1.2	+.2
Potentilla erecta (L.) Hampe	+.1	1.1	1.2	2.2	2.2	4.3	4.3
Tofieldia calyculata (L.) Wahlenb.	1.1	1.1	+.1	—	(+)	+.1	(+)
Selaginella selaginoides Link	+.2	+.1	+.2	1.2	+.2	1.2	+.1
Carex Davalliana Sm. . .	—	+.2	—	+.2	2.2	1.2	(+)
Carex panicea L.	—	—	—	—	+.2	+.1	+.1
Carex flava L.	—	+.2	+.2	2.2	—	+.2	(+)
Carex diversicolor Crantz	—	+.1	—	—	—	+.2	(+)
Carex capillaris L. . . .	—	—	—	+.2	—	+.2	—
Schoenus ferrugineus L.	4.4	5.5	5.5	—	—	—	—
Scirpus compressus Pers.	—	—	—	—	+.1	2.2	—
Scirpus pauciflorus Lightf.	—	—	—	—	+.1	1.2	1.2
Valeriana dioica L. . . .	—	—	—	+.1	+.1	—	+.1
Swertia perennis L. . .	—	—	—	+.1	(+)	1.1	+.1
Brunella vulgaris L. . .	—	—	+.1	+.1	+.1	—	+.2
Juncus alpinus Vill. . .	—	—	—	—	+.1	+.2	+.2
Eriophorum latifolium Hoppe	+.1	1.1	—	+.1	—	1.1	+.1
Molinia caerulea Moench	1.2	+.1	+.1	1.2	—	1.1	+.2
Equisetum variegatum Schl.	—	1.1	—	—	—	1.2	+.2
Aster Bellidiastrum (L.) Scop.	—	+.1	—	—	—	+.1	—
Orchis latifolius L. × O. incarnatus L.	—	—	—	—	—	+.1	+.1

[1]) Du facies à *Trichophorum caespitosum* nous ne possédons qu'un seul relevé. Celui-ci se rapproche nettement de l'association à *Carex Davalliana* et *Sweertia perennis*. Dans l'étage alpin, des peuplements de l'association à *Trichophorum caespitosum* se trouvent encore à 2380 m dans la vallée du Torrent de la Roche Noire et entre le Grand Lac et le Lac de la Ponsonnière, à 2400 m.

1. *Association à Trichophorum caespitosum* (relevés 1—3: facies à Schoenus ferrugineus, 4: à Trichophorum caespitosum). 2. *Association à Carex Davalliana et Swertia perennis* (relevés 5—7).	Montagne de Chaillol	Col du Lautaret	La Madeleine	Pyramide du Laurichard	Les Sestrières	Montagne de Chaillol	
	2020 m	1970 m	1800 m	1990 m	1990 m	2040 m	2030 m
	—	5^0	—	10^0	—	10^0	—
	2 m²	8 m²	8 m²	2m²	2 m²	8 m²	8 m²
Orchis incarnatus L. . .	—	+.1	+.1	—	—	—	—
Equisetum palustre L. .	—	+.1	+.1	2.2	+.1	—	+.1
Phragmites communis Trin.	1.1	+.1	1.1	—	—	2.1	2.2
Carex Goodenowii Gay .	—	—	—	+.2	1.2	1.2	—
Trichophorum caespitosum (L.) Hartm. . . .	—	—	+.2	4.4	—	—	+.2
Salix caesia Vill.	—	—	—	—	+.1	+.1	+.1
Salix arbuscula L. . . .	—	—	—	+.1	+.1	+.1	+.1
Festuca rubra L.	+.2	—	—	—	—	—	1.2
Eriophorum angustifolium Roth	—	—	+.1	—	2.2	+.1	—
Polygonum viviparum L.	—	—	—	1.1	+.1	+.1	+.1
Gentiana verna L. . . .	—	—	—	—	—	+.1	—
Mousses.							
Cratoneurum glaucum (Lam.) Broth.	+.2	(+)	2.2	(+)	3.2	1.2	2.2
Chrysohypnum stellatum (Schreb.) Loeske . . .	1.2	2.2	2.2	—	—	3.3	1.2
Drepanocladus revolvens (Sw.) Moenkem. . . .	—	—	+.2	2.2	—	—	—
Cinclidium stygium Sw.	—	—	—	3.2	—	—	—
Bryum sp.	—	—	+.2	2.2	—	+.2	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Sesleria caerulea (L.) Ard. (6), *Festuca ovina* L. (6), *Trifolium badium* Schreb. (6), *Briza media* L. (7), *Chrysanthemum Leucanthemum* L. (6), *Rhinanthus Alectorolophus* Poll. (6), *R. minor* Ehrh. (4), *Gentiana ciliata* L. (6), *Ranunculus montanus* Willd. (6), *Plantago alpina* L. (6), *Sanguisorba officinalis* L. (7), *Vicia Cracca* L. (7).

Çà et là, surtout aux alentours des sources, on rencontre des parcelles qui dans leur composition floristique se rapprochent de l'association à *Carex Davalliana* et *Swertia perennis*, mais où l'espèce dominante est le *Scripus compressus*. Nous les tenons avec Walo Koch (1928) pour les stades initiaux de la dite association.

A Val Piora dans le Massif du St. Gothard, W. Koch distingue dans une végétation homologue de celle qui nous occupe (tableau 12) les associations suivantes: le *Trichophoretum caespitosi alpinum*, le *Caricetum Davallianae* et le *Schoenetum ferruginei subalpinum*. Notre association à *Carex Davalliana* et *Swertia*

perennis est sans doute identique avec l'association à *Carex Davalliana* décrite par Dutoit (1925) dans les Sous-Alpes de Vevey et constatée dans le Jura (au pied du Chasseral, W. Koch, 1928) par Braun-Blanquet et W. Koch. Elle correspond au *Caricetum Davallianae* de W. Koch. Au contraire, il nous semble impossible de distinguer dans l'étage subalpin du Lautaret, comme associations à part, le *Trichophoretum caespitosi* et le *Schoenetum ferruginei*. Notre association à *Trichophorum caespitosum* est conforme au *Trichophoretum caespitosi* de Beger (1922) qui considère le *Schoenetum ferruginei* comme une sous-association de *Trichophoretum*. Cette sous-association atteint sa limite supérieure sur le Schanfiggs à 1540 m. Grâce à la position plus méridionale des Alpes dauphinoises, le facies à *Schoenus ferrugineus* est au Lautaret bien développé encore à 2000 m d'altitude et même un peu au delà.

A part les associations des lieux marécageux déjà traitées, il y a au Lautaret un nombre d'associations ici à peine étudiées jusqu'à présent, à savoir: l'association à *Carex Goodenowii*, à *Eriophorum angustifolium*, à *Eriophorum Scheuchzeri*, à *Carex rostrata*, etc. Voici quelques remarques seulement au sujet de leur caractère et de leur fréquence sur le territoire étudié. Notons tout d'abord que leur importance comme composants du tapis végétal est assez insignifiante. On les trouve çà et là; la plus rare est celle à *Eriophorum Scheuchzeri*. Les deux associations à *Eriophorum* sont d'un caractère assez différent. La première, formée surtout par *E. Scheuchzeri* Hoppe, espèce arcto-alpine, ne contient que peu d'espèces. La strate muscinale se compose de *Chrysohypnum stellatum*, *Drepanocladus revolvens*, *Cratoneurum glaucum* (p. ex. au bord du petit lac au lieu dit les Gypsières, 2500 m d'altitude). Sans doute, l'association à *Eriophorum Scheuchzeri*, qui d'après Walo Koch remplace dans l'étage alpin l'association à *Carex Goodenowii*, présente ici les mêmes caractères qu'ailleurs dans les Alpes, comme le montre p. ex. une comparaison avec les données de W. Koch. Au Lautaret non plus cette association ne couvre jamais de grandes étendues et se présente souvent dans un état fragmentaire.

L'association à *Eriophorum angustifolium* est plus riche en espèces. On y trouve *Carex Goodenowii* Gay, *C. flava* L., *C. panicea* L., *Agrostis alba* L., *Triglochin palustris* L., etc.

C'est ici que nous voulons mentionner aussi l'existence

de fragments assez pauvres en espèces de l'association purement alpine à *Bryum Schleicheri* dans la vallée supérieure du torrent de la Roche Noire. Dans la strate muscinale, elle se compose surtout de *Bryum Schleicheri* Schwaegr. Dans la strate herbacée, on y trove *Saxifraga stellaris* L., *Cerastium trigynum* Vill., *Epilobium alpinum* L., *Ranunculus glacialis* L., etc. — L'association à *Saxifraga aizoides* est assez répandue au bords des torrents à eau riche en calcaire; elle s'y trouve plus souvent que *Carex frigida* All., qui est aussi une espèce caractéristique de cette association. Le *Cratoneurum falcatum* ne manque presque jamais. Au Lautaret, des peuplements de cette association se trouvent encore à 2450 m (p. ex. entre le Col du Galibier et le lieu dit la Mandette). Ces associations sont déjà décrites par les botanistes suisses Brockmann (1907), Rübel (1912), Lüdi (1921), Frey (1922), et surtout par W. Koch (1928), qui nomme les associations en question *Bryetum Schleicheri* et *Cratoneureto-Arabidetum bellidifoliae.*

Les hydrophytes phanérogames sont représentés au Lautaret par *Ranunculus paucistamineus* Tausch dans une flaque qui se trouve au pied même de la Montagne de Chaillol, entre le torrent de la Roche Noire et la route nationale de Grenoble à Briançon. Pendant les étés secs, la flaque se dessèche entièrement. Alors on trouve cette espèce sur le sol argileux à polygones nets. Les espèces compagnes manquent complètement.

La Vernaie et le bois à Acer pseudoplatanus.

Là où l'exposition est favorable, sur le terrain occupé d'ordinaire par la prairie subalpine mésophyte, se développe la Vernaie à *Alnus viridis.* Les pentes exposées au nord, au NE et au NO de la Pyramide de Laurichard, depuis le niveau du torrent du Lautaret jusqu'à l'altitude de 1900 m, çà et là même jusqu'à 2150 m, portent des groupes de buissons ou des individus isolés [1]) d'*Alnus viridis.* La Vernaie est mieux développée au lieu dit Prés Brunets, au sud de l'éndroit où le torrent des sources de la

1) Plus haut, p. ex. sur le versant NO de la Pyramide de Laurichard, entre 2150 et 2300 m, se trouve une végétation arbustive basse, formée par des espèces de *Salix* (*S. glauca, S. hastata, S. reticulata,* etc.). Nous n'analysons pas cette végétation, assez mal développée au Lautaret.

Guisane se réunit avec celui du Galibier. L'exposition y est la même que sur le versant de la Pyramide de Laurichard; l'altitude est de 1950 m environ.

Mais la plus belle Vernaie à végétation vierge se trouve en face de la Madeleine: c'est le Bois de la Madeleine. Elle est située, comme toutes les autres vernaies du territoire étudié, à l'ubac. Le substratum rocheux ici, à la lisière nord du massif de Combeynot, est formé par une roche granitique (microdiorite). Les pentes d'exposition NE, avec une inclinaison de 40 à 50°, couvertes surtout dans la partie supérieure du „Bois" par des buissons d' *Alnus viridis*, ne sont pas faciles à gravir, grâce surtout à la forme des buissons. Voici comment s'explique à ce sujet Roger Heim (1926) qui à consacré une étude spéciale à la vernaie remarquable de la Madeleine: „Les Aulnes, les Sorbiers, les Saules, les *Prunus Padus*, sous le poids de la neige hivernale et des avalanches, montrent des troncs et des branches courbés vers la vallée, parfois nettement horizontaux, et formant, au-dessus de la pente accentuée du sol, un enchevêtrement souvent presqu'impossible à franchir". Ces troncs et branches courbés vers la vallée chez toutes les espèces de la strate supérieure sont le trait le plus caractéristique de la Vernaie. Ces troncs n'y existent pas longtemps. Souvent on n'observe autour de soi que des branches de troncs brisés depuis longtemps par le poids des neiges hivernales, ou même des branches de deuxième ou de troisième etc. ordre, parce que les branches plus vieilles ont subi le sort des troncs. Les branches touchent le sol plus ou moins longuement; puis elles se relèvent en courbes assez régulières et forment toutes ensemble des broussailles souvent serrées et presque impénétrables de 3 à 4 m de hauteur; l'ombre y règne souvent, et l'humidité de l'air doit être relativement grande, surtout au ras du sol. Un nombre d' Ombrophytes à grandes feuilles et à haute tige en sont caractéristiques. Ils montrent, fait remarquable, assez souvent dans leurs tiges non persistantes, la même courbure de la base qu'affectent les arbustes.

Le sol humide et ombreux paraît être un substratum excellent pour les Mousses. En effet, parmi les associations à humus neutre, la Vernaie est l'association la plus riche en Mousses, si nous laissons de côté la végétation marécageuse. Cependant, la surface qui en est couverte n'est pas grande, grâce à la mobilité de la couche supérieure du sol. La base des troncs et des bran-

ches, et les pierres, ce sont les stations presque uniques, où les Mousses peuvent s'installer. *Leskurea atrovirens* (Dicks.) Moenkem.(?), *Madotheca platyphylla* Dum., *Brachythecium reflexum* (Starke) Br. eur., *Plagiothecium denticulatum* Br. eur., *Amblystegium subtile* Br. eur. y sont très communs. *Fissidens taxifolius* Hedw. semble être moins commun. *Tayloria splachnoides* (Schleich.) Hook. a été trouvée une seule fois (altit. 1930 m, Prés Brunets).

Dans le Bois de la Madeleine, deux associations bien différentes sont à distinguer: l'association à *Alnus viridis* et l'association à *Acer pseudoplatanus*. Leur limite est surtout climatique. La première occupe les parties supérieures du Bois de la Madeleine (au-dessus de 1950 m) et domine entièrement dans la Vernaie aux Prés Brunets; la seconde est le mieux développée entre 1930 et 1820 m. Plus en bas elle est remplacée par une vernaie dégradée par l'action de l'homme.

La composition floristique de ces associations est donnée dans le tableau suivant (13).

Il y a un nombre considérable d'espèces caractéristiques locales, dans toutes les strates communes aux deux associations en question. Nommons parmi elles surtout les espèces à grandes feuilles (*Sisymbrium tanacetifolium* L., *Mulgedium alpinum* Less., *Peucedanum Ostruthium* (L.) Koch, *Ranunculus platanifolius* L., *Prenanthes purpurea* L., *Achillea macrophylla* L., *Aegopodium Podagraria* L.).

A ces espèces se joignent dans l'association à *Alnus viridis* des espèces compagnes, dont le nombre n'est pas grand.

L'association à *Acer pseudoplatanus* est beaucoup plus riche en espèces carectéristiques locales. Mentionnons seulement qu'elle contient une vingtaine d'espèces caractéristiques exclusives sur le terrain étudié (v. le tableau 13).

Il est intéressant de signaler que *Lilium Martagon* et *Gentiana lutea* sont assez fréquents dans les associations dont il s'agit, mais presque toujours à l'état végétatif.

Comme le montrent les données de Beger sur l'Alnetum viridis à Schanfiggs, la composition floristique de l'association à *Alnus viridis* au Lautaret correspond très bien à celle-ci. Beger nomme comme espèces propres à Alnetum viridis, entre autres, *Polygonatum verticillatum*, *Phyteuma Halleri*, *Aconitum pani-*

Tableau 13.

Association à Acer pseudoplatanus (relevés 1—5) et *association à Alnus viridis* (relevés 6—10)	Bois de la Madeleine					Bois de la Madeleine		Prés Brunets		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	1920 m	1830 m	1870 m	1830 m	1860 m	1900 m	2020 m	1960 m	1930 m	1900 m
	40°	40°	40°	40°	40°	45°	45°	30°	30°	30°
	100 m²	100 m²	100 m²	100 m²	100 m²	100 m²	100 m²	100 m²	100 m²	100 m²
Espèces caractéristiques locales communes										
Alnus viridis (Chaix) Lam. et DC.	2.2	2.2	2.2	3.2	+.2	3.2	3.2	5.5	4.5	4.4
Sorbus aucuparia L.	2.2	3.2	2.2	2.2	3.2	2.2	+.1	—	—	—
Prunus Padus L.	—	+.2	+.2	+.1	+.2	2.2	2.2	—	—	—
Ribes petraeum Wulf.	2.1	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	—	—	—
Lonicera nigra L.	+.2	+.2	—	+.2	—	+.2	+.2	—	—	—
Lonicera caerulea L.	—	—	—	+.2	—	+.2	—	—	—	—
Lonicera alpigena L.	2.2	+.2	+.2	+.2	3.2	3.2	—	—	—	—
Rosa alpina L.	2.1	+.2	+.2	+.1	+.1	—	—	+.2	—	—
Sisymbrium tanacetifolium L.	—	—	+.1	—	—	—	+.1	—	—	—
Mulgedium alpinum Less.	—	+.2	+.1	1.1	2.1	+.1	+.1	—	+.1	—
Peucedanum Ostruthium (L.) Koch	+.1	+.1	—	1.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	—
Ranunculus platanifolius L.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	—	+.1	+.1	—
Prenanthes purpurea L.	+.2	+.1	+.1	1.1	1.1	—	—	—	—	1.2
Achillea macrophylla L.	—	—	—	+.2	+.1	—	—	—	—	2.2
Thalictrum aquilegifolium L.	1.1	—	+.1	+.1	+.1	+.1	—	—	—	+.1
Aegopodium Podagraria L.	+.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	—	—	—	—
Viola biflora L.	+.2	1.2	1.2	—	1.2	1.2	—	—	—	+.2
Actaea spicata L.	1.2	+.1	1.1	1.1	1.1	+.1	+.1	—	—	—
Stellaria nemorum L.	—	—	—	—	—	—	1.1	—	—	—
Espèces caractéristiques locales										
Acer pseudoplatanus L.	3.2	+.1	4.2	3.1	3.2	+.1	—	—	—	—
Salix albicans Schleicher	—	3.2	—	—	—	—	—	—	—	—
Salix Caprea L.	—	—	—	2.2	2.2	—	—	—	—	—
Daphne Mezereum L.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	—	—	—	—
Viburnum Lantana L.	+.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rhamnus alpina L.	+.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ribes alpinum L.	—	+.1	—	+.1	+.1	—	—	—	—	—
Aspidium Filix mas Sw.	—	—	—	+.1	+.1	—	—	—	—	—
Aspidium Lonchitis Sw.	+.1	—	+.1	+.1	+.2	—	—	—	—	—
Campanula latifolia L.	—	+.1	+.1	+.1	(+)	—	—	—	—	—
Hieracium prenanthoides Vill.	—	+.1	+.1	+.1	—	—	—	—	—	—
Lathyrus vernus (L.) Bernh.	+.1	—	—	—	+.1	—	—	—	—	—
Vicia silvatica L.	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Satureja grandiflora (L.) Scheele	2.2	+.2	+.2	—	+.2	—	—	—	—	—

Senecio nemorensis L.	+.1	+.1	+.1	+.1	(+)	—	—	—	—	—
Euphorbia dulcis L.	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dentaria digitata Lam.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	—	—	—	—	—
Hepatica triloba Gilib.	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Paris quadrifolia L.	+.1	+.1	+.1	—	+.1	—	—	—	—	—
Polygonatum verticillatum All.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	—	—	—	—	—
Chaerophyllum aureum L.	—	+.1	—	+.1	—	—	—	—	—	—
Phyteuma Halleri All.	—	—	+.1	+.1	—	—	—	—	—	—
Pleurospermum austriacum (L.) Hoffm.	—	—	+.1	—	—	—	—	—	—	—
Aconitum paniculatum Lam.	—	—	—	+.1	—	—	—	—	—	—
Melica nutans L.	+.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Compagnes et accidentelles										
Adenostyles albifrons Rchb.	—	1.1	+.1	+.1	2.1	+.1	2.3	1.1	2.1	+.1
Aconitum lycoctonum L.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	(+)	2.1	+.1
Veratrum album L.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	—	1.1	+.1	+.1
Geranium silvaticum L.	+.1	+.1	+.1	+.1	—	+.1	—	—	+.1	—
Rubus idaeus L.	+.2	+.2	+.1	—	+.2	+.2	2.2	—	—	—
Myosotis alpestris Schm.	+.1	+.1	—	+.1	+.1	—	+.1	—	—	—
Poa nemoralis L. var. glauca Gaud.	+.2	+.2	—	—	—	—	—	—	—	—
Saxifraga rotundifolia L.	—	+.1	—	—	—	—	1.1	—	—	—
Chaerophyllum nitidum Wahlenb.	+.1	—	—	—	—	—	+.1	(+)	—	—
Rumex arifolius All.	—	—	—	+.1	—	—	—	3.1	1.1	3.1
Pulmonaria angustifolia L.	+.1	+.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus saxatilis L.	—	—	—	—	—	—	+.1	—	—	—
Valeriana montana L.	—	—	—	—	—	—	+.1	—	—	—
Melampyrum silvaticum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	+.1	—
Lilium Martagon L.	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	—	+.1	—	—
Gentiana lutea L.	+.1	+.1	—	—	—	—	—	2.1	+.1	1.1
Mousses										
Madotheca platyphylla Dum.	—	—	—	+.2	+.2	—	+.2	+.2	+.2	+.2
Leskurea atrovirens (Dicks.) Moenkem.(?)	—	+.2	+.2	+.2	+.2	—	—	—	+.2	—
Brachythecium reflexum (Starke) Br. eur.	—	+.2	—	—	—	—	—	+.2	—	+.2
Brachythecium spp.	—	—	—	—	—	+.2	+.2	+.2	—	+.2
Amblystegium subtile Br. eur.	—	—	+.2	+.2	+.2	—	—	—	—	—
Leskea nervosa Myr.	—	—	+.2	+.2	+.2	—	—	—	—	—
Fissidens taxifolius Hedw.	+.2	—	—	—	+.2	—	—	—	—	—
Plagiothecium denticulatum Br. eur.	—	—	—	—	—	—	+.2	—	+.2	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Silene inflata Sm. (8, 10), *Allium Victorialis* L. (8), *Homogyne alpina* (L.) Cass. (8), *Vaccinium Myrtillus* L. (8, 10), *Soldanella alpina* L. (8, 9), *Alchemilla glaberrima* Schm. (9), *Campanula rhomboidalis* L. (2, 4, 9, 10), *Ranunculus montanus* Willd. (3, 10), *Festuca rubra* L. (3), *Anemone alpina* L. (8), *Astrantia major* L. (1), *Sedum Anacampseros* L. (10), *Meum athamanticum* Jacq. (10), *Centaurea montana* L. (1, 6), *Laserpitium latifolium* L. (1), *Tussilago Farfara* L. (2), *Tayloria splachnoides* (Schleich.) Hook. (9), *Tortella tortuosa* (L.) Limpr. (6), *Lophocolea minor* Nees (4).

culatum. Dans nos relevés, ces espèces ne se trouvent que dans l'association à *Acer pseudoplatanus.*

Çà et là où la Vernaie n'est pas assez dense, ou bien sur des clairières, se développe une végétation à hautes herbes qui par son écologie se rapproche de l'association à *Centaurea montana* (p. 66). La composition floristique de cette végétation à herbes vivaces de grande taille montre avec évidence qu'elle ne représente que des fragments de l'association à *Alnus viridis.* Voici des données obtenues par l'analyse de trois relevés de 20 mètres carrés chacun.

	Bois de la Madeleine 1900 m 45°	Bois de la Madeleine 1920 m 45°	Bois de la Madeleine 1800 m 40°
Adenostyles albifrons Rchb.	4.4	4.1	(+)
Geranium silvaticum L.	1.1	+.1	+.1
Veratrum album L.	+.1	—	+.1
Rumex arifolius All.	+.2	+.1	+.1
Aconitum lycoctonum L.	+.1	+.1	+.1
Achillea macrophylla L.	2.2	+.1	+.1
Ranunculus platanifolius L.	+.1	—	+.1
Rubus idaeus L.	+.3	+.1	+.1
Stellaria nemorum L.	1.3	2.2	—
Viola biflora L.	+.2	+.2	1.2
Saxifraga rotundifolia L.	+.1	+.1	+.1
Mulgedium alpinum Less.	+.2	—	3.1
Peucedanum Ostruthium (L.) Koch	+.1	2.1	—
Lonicera alpigena L.	(+)	2.2	+.2
Senecio nemorensis L.	—	—	+.1
Prenanthes purpurea L.	—	—	3.1
Lilium Martagon L.	—	—	+.1
Thalictrum aquilegifolium L.	—	—	+.1
Chenopodium bonus Henricus L.	+.1	—	—
Prunus Padus L.	—	—	+.2
Sorbus aucuparia L.	—	—	+.1
Rosa alpina L.	—	—	+.2
Aegopodium Podagraria L.	—	—	+.1

Une végétation d'un caractère si différent des associations voisines doit présenter des caractères spéciaux aussi dans la structure anatomique des espèces caractéristiques. Comme toujours, c'est surtout l'anatomie de la feuille dans laquelle les conditions écologiques de l'habitat se reflètent le mieux.

Dans nos tableaux (pp. 41, 68), nous avons réuni quelques données sur le nombre des stomates chez les plantes des prés à neige et de la prairie subalpine mésophyte. Le tableau suivant y ajoute quelques faits relatifs aux Phanérogames macrophylles des associations à *Alnus viridis* et à *Acer pseudoplatanus.*

	Nombre des stomates sur 1 mm²	
	Face supérieure de la feuille	Face inférieure de la feuille
Aconitum paniculatum Lam.	—	80
Thalictrum aquilegifolium L.	—	196
Ranunculus platanifolius L.	0—4	60
Dentaria digitata Lam.	—	108
Viola biflora L.	—	48
Satureja grandiflora (L.) Scheele	—	94
Prenanthes purpurea L.	—	84
Senecio nemorensis L.	—	72
Achillea macrophylla L.	—	78
Polygonatum verticillatum All.	—	56

Chez toutes les plantes examinées, les stomates manquent complètement sur la face supérieure de la feuille (sauf chez *Ranunculus platanifolius* L. qui y montre des stomates isolées). Le nombre des stomates par unité de surface est presque toujours moins grand que chez les plantes des prairies mésophytes, et sensiblement plus bas que chez les plantes des prés à neige, surtout quand on compare les sommes du nombre des stomates sur les deux faces de la feuille par millimètre carré. Ce calcul donne (pour les dix espèces considérées) pour les plantes macrophylles de la Vernaie et celles des prés à neige comme moyenne respectivement 88 et 294. Il va sans dire que *le nombre total* des stomates sur une feuille des plantes de la vernaie surpasse néanmoins de beaucoup celui qu'on observe chez les plantes des autres formations.

On observe les mêmes différences considérables par rapport aux plantes des prairies subalpines, dans la forme des cellules épidermiques des plantes de la Vernaie et du bois à *Acer pseudoplatanus*. Nous renvoyons le lecteur à la figure 7. Dans le mésophylle, le tissu palissadique est peu développé et se compose ordinairement d'une couche de cellules. Souvent elle est remplacée par une couche de cellules collectrices.

L'aspect printanier des associations à *Alnus viridis* et à *Acer pseudoplatanus* est déterminé par *Pulmonaria angustifolia* L., *Daphne Mezereum* L., *Dentaria digitata* Lam., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Corydalis solida* (Miller) Sw., etc. En été domine le vert d' *Alnus viridis*, d' *Acer pseudoplatanus* et des espèces arbustives et arborescentes qui se mêlent à ces espèces dominantes. Dans la strate inférieure, l'aspect est déterminé surtout par la végétation

phanérogame à grandes feuilles et par des fleurs de couleurs assez différentes. Nommons seulement *Mulgedium alpinum* Less., *Prenanthes purpurea* L., *Satureja grandiflora* (L.) Scheele, *Senecio nemorensis* L., *Aconitum paniculatum* Lam. L'aspect automnal

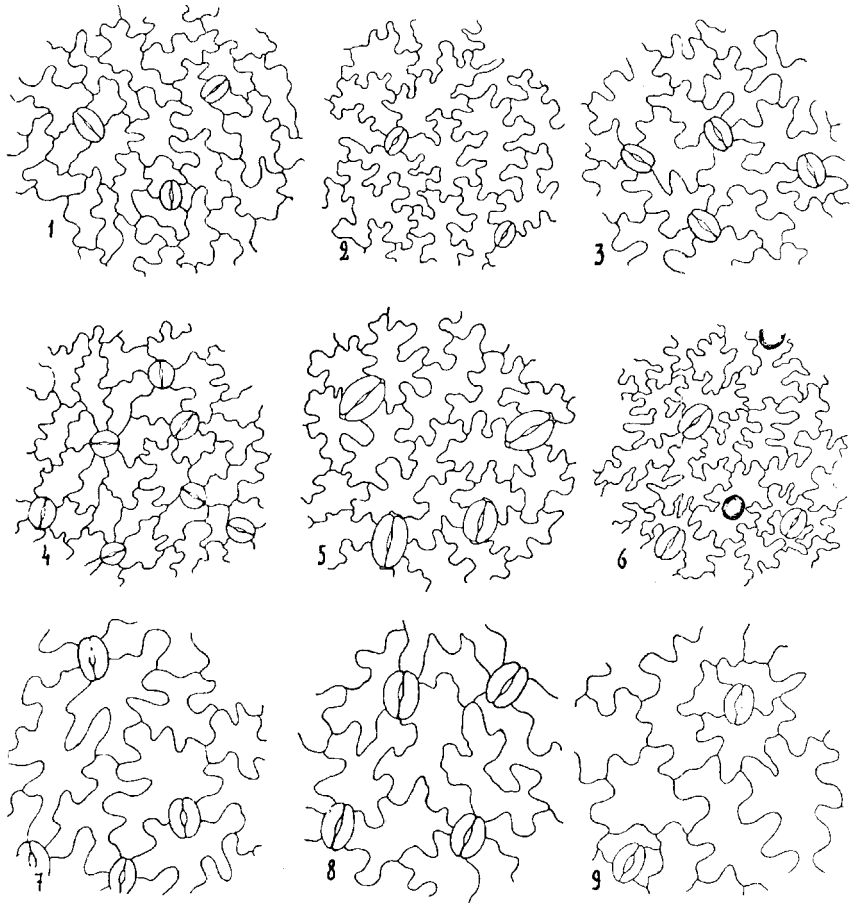


Fig. 7. Structure de l'épidermis inférieure des espèces suivantes: Dentaria digitata Lam. (1), Prenanthes purpurea L. (2), Achillea macrophylla L. (3), Thalictrum aquilegifolium L. (4), Senecio nemorensis L. (5), Satureja grandiflora (L.) Scheele (6), Aconitum paniculatum Lam. (7), Ranunculus platanifolius L. (8), Viola biflora L. (9).

dépend tout d'abord de la richesse du bois en espèces baccifères. Les drupes d'un noir luisant de *Prunus padus* L., les fruits rouges de *Rubus saxatilis* L., *Ribes alpinum* L., *Ribes petraeum* Wulfen, *Lonicera alpigena* L. et *Rosa alpina* L. sont mûrs. En cette

saison (seconde moitié de septembre), les feuilles d'*Acer pseudoplatanus* commencent peu à peu à jaunir comme les fruits déjà mûrs de cette espèce. Un nombre assez grand d'essences ont de superbes feuilles rouges automnales. Nommons parmi elles *Prunus Padus* L., *Sorbus aucuparia* L., *Berberis vulgaris* L., *Rosa* spp., *Rubus saxatilis* L. Les autres n'en possèdent que' exceptionnellement ou jamais (*Lonicera caerulea* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Alnus viridis* (Chaix) Lam. et DC.).

Au sud de l'embouchure du torrent de la Liche dans la Guisane, au pied de la Montagne de la Madeleine, se trouvent dans une prairie des *Sorbus aucuparia* L. éparses, hautes de 3 à 4 m, accompagnées de *Lonicera alpigena* L., *Prunus Padus* L., *Ribes petraeum* Wulf., etc. Outre les plantes communes des prairies subalpines, on y trouve *Aegopodium Podagraria* L., *Ranunculus platanifolius* L., *Euphorbia dulcis* L., *Viola biflora* L. Il faut voir sans doute dans cette végétation intéressante des fragments des associations à *Alnus viridis* et *Acer pseudoplatanus*.

Est-ce un avant-poste de cette végétation ou les derniers survivants d'une végétation détruite par l'homme? Cette question est difficile à décider. La seconde hypothèse nous paraît mieux fondée, surtout si l'on prend en considération l'étendue relativement grande, sur les pentes voisines de la Gardette (entre la Madeleine et le Lauzet), de buissons de rosiers; ils sont sûrement ici une formation due à l'action de l'homme.

Ces buissons formés surtout de *Rosa pimpinellifolia* contiennent un nombre considérable de plantes des différentes associations subalpines (surtout de l'association à *Sesleria caerulea* et des prairies subalpines mésophytes, mais aussi les espèces suivantes: *Daphne Mezereum* L., *Hepatica triloba* Gilib. (rarement), *Euphorbia dulcis* L., *Fissidens taxifolius* Hedw., *Mnium stellare* Reich.).

Les plantes de l'humus acide y manquent à peu près absolument (on trouve çà et là sous les buissons *Rhytidiadelphus triquetrus* Warnst.); cette végétation dégradée, entre 1770 et 1900 m, doit être considérée comme probablement de la même origine que les îlots arbustifs avec *Ranunculus platanifolius*, *Euphorbia dulcis*, etc. mentionnés plus haut.

Les bruyères subalpines.

La formation des bruyères subalpines est d'une étendue relativement limitée au Lautaret. On la rencontre sur le versant NE de la Montagne de Chaillol; elle y est fréquente entre 2100 et 2200 m, sur les pentes à exposition nord, NE et NO, et çà et là en petits îlots sur les pentes à exposition favorable des petites élévations au NE du Col du Lautaret. Cette formation est aussi assez répandue sur le versant NE de la Pyramide de Laurichard. Les bruyères couvrent la plus grande surface au pied même des Pics de Combeynot au N et au NE du Glacier de Combeynot, entre 1850 et 2250 m. De là elles se répandent sur les pentes situées entre les Clochettes et le Bois de la Madeleine en parcelles isolées et souvent fragmentaires; de même dans la vallée du torrent de la Liche et plus loin jusqu'au Rocher de Guerre. Leur étendue est grande dans le Vallon du Fontenil, où les bruyères forment la végétation dominante.

Tableau 14.

Association à Vaccinium et Empetrum	Pyramide de Laurichard 2200 m N 45^0 100 m²	Prés Brunets 2050 m NNE 45^0 8 m²	Vallon du Fontenil 2150 m NNE 10^0 8 m²	Vallon du Fontenil 2200 m NNE 35^0 8 m²
Espèces caractéristiques locales				
Vaccinium uliginosum L.	4.4	4.4	5.5	5.5
Empetrum hermaphroditum (L.) Hagerup	1.2	2.3	+.2	+.2
Astrantia minor L.	1.1	2.1	+.1	+.1
Primula viscosa All.	(+)	(+)	(+)	+.1
Vaccinium Myrtillus L.	2.2	+.2	+.1	—
Pyrola minor L.	—	—	+.1	(+)
Vaccinium vitis idaea L.	—	+.2	—	—
Ramischia secunda Garcke	—	—	+.1	—
Lycopodium Selago L.	—	—	—	+.1
Coeloglossum viride (L.) Hartman	+.1	—	—	—
Compagnes				
Luzula silvatica (Huds.) Gaud.	+.1	+.1	+.1	+.2
Deschampsia flexuosa Trin.	1.2	+.2	1.2	—
Luzula lutea (All.) DC.	+.1	+.1	+.1	—
Pedicularis tuberosa L.	+.1	+.1	—	+.1
Homogyne alpina (L.) Cass.	1.1	+.1	—	+.1
Juncus trifidus L.	—	1.2	(+	(+)
Androsace carnea L.	—	—	—	+.1
Euphrasia minima Jacq.	—	+.1	—	1.1
Androsace obtusifolia All.	1.1	+.2	—	—
Rhododendron ferrugineum L.	—	—	+.1	+.2

Association à Vaccinium et Empetrum	Pyramide de Laurichard 2200 m N 45° 100 m²	Prés Brunets 2050 m NNE 45° 8 m²	Vallon du Fontenil 2150 m NNE 10° 8 m²	Vallon du Fontenil 2200 m NNE 35° 8 m²
Solidago virgaurea L.	—	—	—	+.1
Melampyrum silvaticum L.	+.1	+.1	—	—
Carex sempervirens Vill.	—	—	+.2	+.2
Etrangères				
Anthoxanthum odoratum L.	—	+.1	—	(+)
Campanula Scheuchzeri Vill.	+.1	+.1	—	(+)
Cotoneaster integerrima Medikus	—	+.1	—	—
Soldanella alpina L.	—	+.1	(+)	1.1
Polygonum viviparum L.	—	—	+.1	+.1
Mousses et Lichens				
Lophozia lycopodioides (Wallr.) Cogniaux	—	+.2	—	+.2
Dicranum scoparium (L.) Hedw.	+.2	+.2	+.2	2.2
Dicranum congestum Brid.	+.2	—	+.2	+.2
Hylocomium proliferum (L.) Lindb.	+.1	+.2	—	—
Rhytidiadelphus triquetrus Warnst.	1.2	3.2	—	—
Ptychodium plicatum (Schl.) Schpr.	+.2	—	—	—
Cetraria islandica (L.) Ach.	2.2	2.1	3.2	2.1
Cladonia silvatica (L.) Hoffm.	1.2	—	—	—

Ces relevés contenaient, en outre:

Senecio incanus L. (3), *Nigritella nigra* (L.) Rchb. (1), *Luzula glabrata* Desv. (4), *Lotus corniculatus* L. (2), *Ranunculus montanus* Willd. (2), *Festuca rubra* L. (2), *Chrysanthemum alpinum* L. (4), *Leontodon pyrenaicus* Gouan (2, 4), *Alchemilla vulgaris* L. (1), *Anemone alpina* L. (1), *Viola calcarata* L. (1), *Euphrasia salisburgensis* Hoppe (1), *Antennaria dioica* Gaertn. (2), *Festuca ovina* L. (2), *Dryas octopetala* L. (3), *Polytrichum juniperinum* Willd. (2), *Timmia austriaca* Hedw. (2), *Peltigera rufescens* (Weis) Humb. (2).

L'association principale de ces bruyères subalpines est celle à *Vaccinium* et *Empetrum hermaphroditum* [1]), dont la composition floristique se voit sur le tableau 14. Il y a une concordance remarquable entre ces bruyères des Alpes françaises et des bruyères boréales des forêts de *Pinus* près de la limite latitudinale de cette espèce. Parmi les espèces caractéristiques locales, *Astrantia minor* L. et *Primula viscosa* All. surtout leur donnent un caractère spécial d'autant plus remarquable qu' *Astrantia minor* L. est souvent représentée par des individus très nombreux. D'autre part,

1) Nous n'avons pas trouvé au Lautaret l'*Empetrum nigrum* (L. p. p.) Hagerup. Toutes les plantes examinées appartiennent à l'espèce à fleurs hermaphrodites — l'*Empetrum hermaphroditum* Hagerup (v. Hagerup, 1927).

la différence entre ces bruyères et les bruyères boréales se manifeste dans l'importance moins grande des Lichens dans la strate muscinale. Le nombre total des espèces dans la strate herbacée et arbustive de ces bruyères est sensiblement plus grand que dans la végétation correspondante de l'Europe boréale et subarctique.

Comme caractère intéressant et significatif pour les bruyères subalpines du Lautaret, nous avons déjà signalé l'exposition à l'ubac comme favorable à leur devéloppement. A quelques endroits, par exemple sur les petites élévations au NE et au NO du Col même du Lautaret, au pied des Pics de Combeynot au sud-est du cône de déjection du torrent de la Liche, cela s'observe avec une netteté parfaite. Sur ce même terrain, sur les pentes assez raides, d'exposition NE et traversées par des torrents nombreux, se trouvent assez souvent de petites parcelles de bruyère, mais seulement sur la rive droite (à l'ubac, plus ou moins) des torrents. L'autre facteur important pour l'existence de l'association à *Vaccinium uliginosum* et *Empetrum hermaphroditum* est l'humus acide qui se forme sur le terrain occupé par la bruyère. Cet humus est inhabitable pour beaucoup de plantes, ce qui diminue très sensiblement le nombre des concurrents sur les sols de ce caractère.

Çà et là, on trouve dans les bruyères bien developpées des buissons de *Rhododendron ferrugineum* L., qui semble bien être une plante de bruyère toujours verte. Néanmoins, les observations sur les lieux nous ont convaincu que cette espèce assez répandue au Lautaret a une souplesse écologique telle qu'il est presque impossible de dire quelle association elle préfère. Peut-être se trouve-t-elle le plus souvent dans les bruyères et dans l'association à *Elyna Bellardii*. Mais les faits suivants montrent qu'elle n'est pas une exclusive de ces formations-là: à l'ubac du Clot Boucharet (à l'est du Glacier de l'Homme) *Rhododendron ferrugineum* se trouve avec *Sesleria caerulea*; au Lautaret même cette espèce croît sur les éminences dans une plaine marécageuse à *Trichophorum caespitosum*.

La question de savoir dans quelle mesure le manque des bois dans presque toutes les bruyères subalpines du Lautaret est un caractère primaire ou non, est assez difficile a élucider. Toutefois, étant donné que même de nos jours les mélèzes isolés sont assez fréquents p. ex. dans les grandes bruyères entre les Prés

Brunets et la Madeleine, on doit supposer qu'au moins partiellement les bruyères du Lautaret actuellement sans arbres représentent la strate arbustive des forêts de mélèzes de jadis; le facies à *Vaccinium Myrtillus* comme ombrophile y était probablement répandu à un certain degré.

Le caractère d'une forêt de cette composition se voit dans le relevé suivant pris sur la Montagne du Vallon (au sud-ouest du Fontenil, altit. 1800 m, expos. NE):

Larix europaea DC.	2.1
Rhododendron ferrugineum L.	2.2
Empetrum hermaphroditum (L.) Hagerup	3.3—4
Vaccinium uliginosum L.	3.3
V. Myrtillus L.	2.2
Astrantia minor L.	1.1
Deschampsia flexuosa Trin.	2.2
Festuca rubra L.	1.2
Melampyrum silvaticum L.	+.1
Vaccinium vitis idaea L.	+.2
Luzula lutea (All.) DC.	+.1
L. silvatica (Huds.) Gaud.	1.1
Hieracium prenanthoides Vill.	+.1
Soldanella alpina L.	+.1
Homogyne alpina (L.) Cass.	1.1
Pedicularis sp.	+.1
Leontodon pyrenaicus Gouan	+.1
Polygonum viviparum L.	+.1
(Anemone alpina L.)	+.1
(Campanula rhomboidalis L.)	+.1
(Anthoxanthum odoratum L.)	+.1
Rhytidiadelphus triquetrus Warnst.	3.2—3
Cetraria islandica (L.) Ach.	2.1
Pleurozium Schreberi Mitt.	+.2
Hylocomium proliferum (L.) Lindb.	+.2
Dicranum scoparium (L.) Hedw.	+.2
Cladonia silvatica (L.) Hoffm.	+.1
Lophozia lycopodioides (Wallr.) Cogn.	1.2
Cladonia rangiferina (L.) Web.	+.1

Par endroits, dans les bruyères subalpines, là où le sol est très pierreux et défavorable à la production d'un tapis ininterrompu de végétation, on trouve un stade initial de l'association à *Vaccinium* et *Empetrum*, caractérisé avant tout par la fréquence de *Juncus trifidus*, qui est assez souvent une des espèces dominantes de cette végétation. Vu que ce stade peut probable-

ment se maintenir assez souvent et assez longtemps sans changement visible, il serait justifié de le considérer comme une association spéciale. Pourtant, nos relevés sont insuffisants pour le soutenir sans réserve; d'autant plus que les relations entre ces peuplements à *Juncus trifidus* et l'association à *Carex sempervirens* dans laquelle ils sont très répandus sur le massif de Combeynot, ont besoin d'être examinées de plus près.

L'aspect automnal des bruyères est marqué avant tout par la riche production des anthocyanes dans les feuilles adultes de beaucoup d'espèces de l'association à *Vaccinium* et *Empetrum*. Surtout le *Vaccinium Myrtillus* et le *V. uliginosum* se colorent en rouge intense. A la fin de septembre, on peut, grâce à cette coloration, distinguer les bruyères de loin comme des taches rouges d'étendue très différente.

Kokkuvõte.

Taimeühingute uurimine on viimaseil aastakümneil muutunud mitmel pool õige intensiivseks. Taimesotsioloogia on kasvanud iseseisvaks teaduseks. Sellele vaatamata on lahkuminekud ühingu piiritelu küsimuses kui ka uurimise meetodite põhiküsimusis esialgu õige suured. On tekkinud rida taimesotsioloogilisi koole, millel sageli vägagi lahkuminevad tõekspidamised. Need lahkuminekud vähenevad aegamööda. Esialgu kestab rahvusvahelise ulatuse võtnud teoreetiliste aluste sõelumine õige elavalt edasi.

Mitmes küsimuses on autor oma tööde tagajärjel, mis toimusid nii Eestis kui ka Altai mägedes ja Lapis, jõudnud uusile seisukohile.

Nende tulemuste kontrollimiseks olid tarvilikud tööd ka teisis mais, mis võimalikult vähe mõjustatud inimtegevusest. 1929. a. suvel oli autoril tänu Tartu Ülikooli toetusele võimalik töötada Prantsuse Alpides (Dauphiné's, Col du Lautaret' ümbruses, alal, mis asub 1700 m ja 3000 m vahel üle merepinna) ja hiljemini ka Vahemere põhjakaldal Montpellier' ümbruses kui ka Põhja-Aafrikas. Nende uurimuste tulemuseks on ka käesolev taimesotsioloogiline töö.

Töö sissejuhatav osa sisaldab andmeid uuritud ala piirest, märkusi ala geomorfoloogilise ja geoloogilise ehituse, kliima ja mullastiku kohta (lk. 5). Siin olgu vaid tähendatud, et ala lõuna- ja edelaosa (Pelvoux' ja Combeynot' massiivid) koosnevad kristalliinseist graniidisarnaseist kivimeist, kuna põhja- ja kirdeosas valitsevad marmorid, dolomiidid ja teised lubjarikkad kivimid ning nende nii erinevate alade ülemineku moodustab uuritud ala keskosas huvitav kildkivide vööde.

Ala geoloogilise aluspinna suur mitmekesisus, samuti suurest kõrgusastmete vahelduvusest ja erinevast eksposítsioonist tingitud kliima mitmekesisus loovad sel alal kasvutingimusi õige mitmesuguseile taimile, miks õistaimede arv (üle 750) on uuritud ala

ulatust arvestades (50 km²) suhteliselt õige suur. Inimmõju vegetatsioonile avaldub siin teatavais subalpiinse kõrgusastme ühinguis peamiselt niitmises ja karjatamises. Viimane on vaid kohati õige intensiivne. Põllud puuduvad peaaegu täielikult. Alpiinses vöös on ainukeseks ürgse taimkatte muutjaks karjatamine, mis aga paljudel kohtadel puudub täielikult.

Ühes hiljuti avaldatud töös (Lippmaa, 1931) põhjendas autor oma seisukohti mitmes taimesotsioloogilises küsimuses. „Notions phytosociologiques" autor täiendab neid andmeid mõningate uutega. Tähtsamad neist on järgmised:

Taimeühingud on liikide autökoloogilisist iseärasusist ja asukoha tegureist tingitud viimastega tasakaalus olevad liikide kooslused. Neid iseloomustab nii floristiline koosseis kui ka asukoha tingimused. Väljakujunemiseks vajavad nad aega. Ühing on stabiliseerunud vegetatsiooni põhiühik. Kuigi esitatud stabiilsusenõue tundub endastmõistetavana, pole sellele senini ometi osutatud küllaldast tähelepanu. On otsitud taimeühinguid ka seal, kus neid olla ei või: täiesti labiilse vegetatsiooniga kohtadel nagu raiesmikkudel jne.

Ühinguid klassifitseerib autor järgmiselt:

A. Primaarsed ühingud.

Siia kuuluvad ühingud, mille moodustajaiks on liigid, mis antud maa-alal kuuluvad ürgsete (autohtoonsete) liikide hulka. Need ühingud olid ka enne agrikultuurilise ajajärgu algust olemas, kuid pindala, mis neile praegu näit. Eestis kuulub, on tublisti vähenenud. Meil kuuluvad siia näit. *Salicornia herbacea* üh., *Juncus Gerardi* üh., *Elymus arenarius*'e üh., *Carex elata* üh., *Hepatica-Pulmonaria* üh., *Carex loliacea* (*tenella*)-*Crepis paludosa* üh., *Vaccinium vitis idaea*-*Melampyrum pratense* üh., *Ledum palustre*-*Vaccinium uliginosum*'i üh., *Rhynchospora*-*Drosera anglica* üh. jne. (vt. Lippmaa, 1932).

B. Sekundaarsed ühingud.

1. Apofüütsed ühingud.

Selle rühma nimetus on võetud mõistest apofüüt (Rikli, vt. Thellung, 1912). Apofüüdid on teatavasti antud maa-alal põlised liigid, millele inimkultuur on osutunud soodsaks. Need

liigid on tähtsad taimkattes, mis tekkinud primaarsete ühingute osalise hävinemise tagajärjel. Meil kuuluvad apofüütide hulka näit.: *Ranunculus acer*, *Ranunculus repens*, *Potentilla anserina*, *Trifolium repens*, *Trifolium pratense* jne. Määrava tähtsusega liikideks apofüütseis ühinguis on apofüüdid. Meil senini kirjeldatud taimeühinguist kuulub siia enamik niiduühinguid: *Deschampsia-Festuca-Rhytidiadelphus squarrosus*'e üh., *Deschampsia-Carex-Aulacomnium palustre* üh., *Carex Goodenowii - C. panicea* üh. jt. (vt. Lippmaa, 1932).

2. Antropohoorsed ühingud.

Nimetus vastavaile ühinguile on võetud mõistest antropohoor (vt. Thellung, 1912). Siia kuuluvais ühinguis on ühes apofüütidega mõõduandvad just antropohoorsed liigid, s. o. inimese mõjul sissetalutud liigid. Selleks et ülekaalus antropohoorsetest liikidest koosnevas vegetatsioonis võiksid välja kujuneda ühingud (stabiliseerunud vegetatsiooni ühikud), on samuti tingimuseks, et taimkate oleks küllalt vana. Antropohoorse ühingu näitena nimetame *Polygonum aviculare* ühingut taluõuedes, teeäärtel jne., kus tähtsamaiks liikideks on *Polygonum aviculare*, *Plantago major*, *Matricaria suaveolens*, *Poa annua* jne.

Esitatud süsteem võimaldab teatava määrani pilku heita ka taimeühingute tekkeloosse, nimelt sekundaarsete ühingute puhul.

Ühinguil (stabiliseerunud põhiühikuil) on vegetatsiooni uurimisel niisama põhjapanev tähtsus kui liikidel mingi maa-ala floora uurimisel. Vegetatsiooni uurimisel on lähtekohaks need antud maa-ala osad, kus vegetatsioon on püsinud enam-vähem muutumatuna inimese mõjust. Neis tehakse kindlaks sel alal esinevad primaarsed ja sekundaarsed ühingud ja, kui tarvis, määratakse ka see %, mida üks või teine omab taimkatte moodustajana. Mõned ühingud on harilikult esitatud antud maa-alal vaid fragmentaarselt. Neid analüüsitakse selleks, et määrata nende ühingulist kuuluvust. Järgneval inimmõjust rohkem muudetud vegetatsiooniosa selgitamisel tuleb kindlaks teha, milliste primaarsete ja sekundaarsete ühingute enam-vähem muudetud degradatsioonistaadiumid nad on. Oleks põhjendamatu neid kirjeldada omaette ühingutena ning kõrvutada neid eespool-nimetatuiga. Lõpuks, intensiivse põllukultuuriga või karjakasvatusega mais leidub näit.

teede ääres, karjamail jne. taimkatet juhulise ilmega, milles antropohoorsed liigid omavad suurt tähtsust. Seesugusel taimkattel puudub ühingute põhiomadus — stabiilsus. Mainitud juhulise koosseisuga taimkatte ning mitmesuguste kultuurtaimedega kaetud alad on neis mais sageli valdavad.

Ühingute uurimisel omab suurt tähtsust n. n. minimaalruumi küsimus. Nagu teada, nimetatakse nii vähimat pindala, millel ühing omab temale karakteerset koosseisu. Minimaal-ruumi küsimuses arvustab autor koos Kylin'i ja Nordhagen'iga Du Rietz'i „Minimiareal'i", sest et see põhjeneb arvataval, tegelikult mitte olemasoleval vahel n. n. konstantsete, aktsessoorsete ja aktsidentsete liikide vahel. Ta ühineb Braun-Blanquet' „l'espace minimum'i" mõiste põhjendusega. Minimaalruumi määramisel erineb autori meetod Braun-Blanquet' meetodist selle poolest, et ta ei arvesta ühingus esinevaid juhulisi liike. Selle muudatuse tagajärjel, mis küll tohiks olla põhjendatud, sest et juhulised liigid ei tohiks ometi kaasa mõjuda ühingule iseloomuliku vähima ala määramisel, on selgunud huvitav seadusepärasus: antud kohal on antud ühingul olemas n. n. ühingu minimaalruum teatava kindla liikide üldarvuga. See üldarv on ühingule iseloomulik konstant ja ei muutu analüüsitava pinna suurenemisel (vt. lk. 15).

Nagu teada, seisab minimaalruumi tähtsus selles, et analüüsidel ei tohi teatavas ühingus uuritud pindala olla sellest väiksem. Niitudel näiteks on minimaalruum 8—10 m² ümber. Kuna n. n. „Rootsi kool" analüüsidel tarvitab sageli ruutusid 1—4 m² suuruses, siis on need tegelikult sageli alla minimaalruumi ja annavad ühingust puuduliku ettekujutuse.

Taimeühingute morfoloogias tähtsad mõisted frekventsus (frequence) ja konstantsus (constance) on sageli põhjustanud selgitavaid märkusi, kusjuures vahe neil statistilisil mõisteil põhineks Kylin'i, Braun-Blanquet', Pavillard'i ja teiste järgi peamiselt sellel, et esimesel puhul selgitatakse liigi esinemise ohtruse määra antud ühingu teatavas kogumikus („assotsiatsiooni indiviidis"), kuna teine näitab, kuivõrt sageli leidub teda selle ühingu erinevais kogumikes. Et autor ei tunnusta assotsatsiooni indiviidide olemasolu (v. Lippmaa, 1931) ning vaatleb ühingut ühes Alechin'iga tervikuna, mis kohati katab pidevalt suuri alasid, kohati esineb vähemate üksteisest eraldatud laikudena või

ühingu fragmentidena, siis pole vahetegemine frekventsuse ja konstantsuse vahel eespool-mainitud meetodi alusel võimalik. Autor näitab, et frekventsuse % oleneb igal liigil antud ühingus kolmest tegurist: liigi suurusest (kasvust ja kasvamisviisist), indiviidide ohtrusest ja nende paigutuse homogeensusest. Mida suuremad on antud liigi indiviidid, mida suurem nende arv ja mida ühtlasem nende paigutus antud pindalal, seda suurem on frekventsuse protsent, s. o. tõenäosus, et nad väikeste ruutudega (näit. 0.1 m^2) analüüsimisel neisse satuvad. On kindel, et kaks liiki võivad omada sama frekventsuse % väga erinevail põhjusil. Siit järeldab autor, et frekventsuse määramisil on vähene tähtsus vegetatsiooni uurimisel. Siiski annavad need määramised ettekujutust uuritud taimkatte laigu homogeensuse määrast.

Et konstantsuse määramisel tarvitatav ruut ei tohi olla alla ühingu minimaalruumi suurust, siis pole rida tegureid, nagu taimeliigi suurus, liigi indiviidide paigutusviis jne. seal kuigi mõõduandvad. Konstantsus põhjeneb vaid andmeil, kui paljudes antud ühingu analüüsides esineb või puudub antud liik. Seejuures peab tuginema analüüsidele, mis on võetud tervelt ühingu geograafiliselt alalt võimalikult ühtlaselt. Määramise nõutavast täpsusest vaid oleneb selliseks määranguks tarvilik üksikanalüüside arv. Konstantsus, mida uurija leiab ühingus esinevatel liikidel teataval alal, on kohalik konstantsus.

Täiesti hinnates ühes Braun-Blanquet' ja Pavillard'iga karakterliikide tähtsust ühingute iseloomustamiseks, püüab autor selgitada vastuolusid, mis valitsevad selles küsimuses rootsi-norra ja helveetsia taimesotsioloogide vahel, sest et esimesed eitavad karakterliikide olemasolu põhjamaade ühinguis. Selgub, et see eitamine põhjeneb arusaamatusel, sest tegelikult on näiteks Nordhagen'i Sylene-monograafias ühinguile omased liigid, mida Braun-Blanquet' ja Szafer'i ja Pavłovski terminoloogiat tarvitades tuleks nimetada ühiskonnakindlaiks (électives) või ühiskonnameelsaiks (préférantes); põhjeneb ju viimaste määramine täielikult konstantsuse ja keskmise katteväärtuse andmeil, s. o. samadel tunnustel, milledele rajab oma assotsiatsioone Nordhagen.

Lähtudes asjaolust, et ühingud on kõigepealt ökoloogilised ühikud, mis koosnevad ökoloogiliselt lähedaist (või üksteisele elamistingimusi loovaist) liikidest, peab autori arvates

ka taimeühingute süsteem olema ökoloogiline. See seisukoht on vastuolus paljude praegu töötavate taimesotsioloogide vaadetega, sest viimasel ajal on püütud ühingu määrangust täiesti välja jätta ökoloogiline moment (v. Braun-Blanquet, Du Rietz jt.) ning Braun-Blanquet ja W. Koch on loonud uue ühingute klassifikatsiooni, mis tahab tugineda vaid ühingute floristilisele sugulusele. Oma seisukohti põhjendades analüüsib autor W. Koch'i „Potametalia" hulka kuuluvaid ühinguid (v. lk. 20) ja leiab, et viis sellesse liitkonda ühendatud ühingut ei oma ühtegi liiki, mis oleks ühine kõigile viiele nimetatud ühinguist. 47 liigi ja teisendi hulgas on 37 niisugust, mis esinevad vaid ühe teatava ühingu koosseisus. Teised liigid esinevad kahes ühingus; vaid vähesed korduvad kolmes. Nii selgub, et täpsalt kinni pidades antud ühingute floristilisest koosseisust võimatu oleks neid ühendada „Potametalia" all. Tegelikult on siin tegemist ökoloogilise süsteemiga, sest taimede eluvormid neis ühinguis on suures osas samad.

Ameerika taimesotsioloogide töödes, eriti Clements'i omis, omavad erilist tähtsust n. n. kliimaksid („climax formations"). Nii nimetavad nad taimkonda, mis on tasakaalus kõigepealt kliimaatiliste teguritega. Kliimaksitele vastandiks on n. n. „serial communities", mis on tingitud edaafilisist tegureist. Autor väidab, et stabiliseerunud taimkattes oleks üsna kunstlik vahetegemine kliimaliselt ja edaafiliselt tingitud ühingute vahel. Pole alust nimetada troopika vihmametsa kliimaliseks formatsiooniks — kliimaksiks ja näit. troopika mangroovi edaafiliseks, sest kahtlemata on nimetatud ühinguil tähtsad nende püsimisel nii muldkonna kui ka kliima tegurid. Samuti on Põhja-Aafrikas korgitamme-metsad teatavail aladel valdavad ja moodustavad kliimaksite-õpetuse pooldajate arvates sealse kliimaksi. Ometi on teada, et korgitamm on kindel ränitaim ja seega ei ole nende metsade olemasolu tingitud mitte vähesel määral edaafiliselt, kuigi muidugi on tähtis ka kliima.

Töö eriosa sisaldab andmeid mitmesuguste alpiinsete ja subalpiinsete ühingute kohta. Need kuuluvad uuritud alal pea eranditult primaarsete ühingute hulka. Alpiinsete ühingute rida algab avaühingutega, nagu *Androsace helvetica* ühing, *Arabis caerulea-Oxyria digyna* üh., *Trisetum distichophyllum-Doronicum grandiflorum*'i

üh. (tab. 1). Need avaühingud omavad kindlat floristilist koosseisu ja asukoha tingimusi ning on, nagu seda näitavad ka teiste autorite andmed, väljakujunenud olekus täitsa stabiliseerunud.

Alpiinseist ühinguist pideva taimkattega on analüüsitud lähemalt *Elyna Bellardii* ühingut (tab. 2), *Carex sempervirens*'i üh. (tab. 3), *Alopecurus Gerardi* üh. (tab. 4), *Alchemilla pentaphyllea-Salix herbacea* üh. (tab. 4), *Gentiana punctata* ühingut (tab. 4). Esimesed kaks kuuluvad lumisteppide, teised luminiitude hulka. Mõned neist ühinguist on uued, senini kirjeldamata. Nimetatud ühingute asukohad erinevad peamiselt lumikatte tugevuselt ja kestuselt. Luminiitudes kestab see 9—10 kuud. On huvitav, et Lautaret' alal puudub *Carex curvula* ühing, mis tavaliselt Alpides (näit. Helveetsia Alpides) on hästi välja kujunenud ja mida Braun-Blanquet peab alpiinse kõrgusastme kliimaks-ühinguks. Ka see asjaolu ei kõnele kliimaksite-õpetuse kasuks.

Subalpiinseist ühinguist omavad avaühingu iseloomu *Centranthus angustifolius*'e üh. (tab. 6) ja *Epilobium Fleischeri* ühing (tab. 5). Ka *Sesleria caerulea - Avena montana* ühingus (tab. 7) on taimkate harilikult katkendiline (v. joon. lk. 55) maapinna libisemise tõttu kevadel neil järskudel nõlvadel, millele see ühing omane. Nii tekkivais väikesis õõnsusis leiti huvitav samblafloora. Kserofiilsuse poolest lähedane eelmisele on *Festuca spadicea* üh. (tab. 8). Märksa hügrofiilsem on tähtsaim subalpiinne ühing — *Meum athamanticum - Anemone alpina* ühing (joon. 5 lk. 64 ja tab. 9). Sellele järgnevad kasvava hügrofiilsuse järjekorras *Centaurea montana* üh. (tab. 10), *Sanguisorba officinalis - Allium Schoenoprasum*'i ühing (tab. 11), *Carex Davalliana - Swertia perennis*'e ühing (tab. 12), *Trichophorum caespitosum*'i üh. (tab. 12) ja teised.

Erilist kohta omavad subalpiinses taimkattes *Alnus viridis*'e põõsastik ja *Acer pseudoplatanus*'e kääbusmets (*Alnus viridis*'e üh. ja *Acer pseudoplatanus*'e üh., tab. 13) ning *Empetrum - Vaccinium*'i nõmmed (tab. 14).

Tähtsamate eespool-nimetatud ühinguid moodustavate liikide anatoomiline uurimine andis järgmisi tulemusi. Selgus, et õhulõhede arv lehepinna ühikul on eriti kõrge luminiidu taimil (tab. lk. 41), vähem subalpiinseis *Meum athamanticum - Anemone alpina* niitudes (tab. lk. 68) ning kõige vähem suurelehistel *Alnus viridis*'e põõsastiku taimil (tab. lk. 81). Ühtlasi selgus, et sellega käsikäes muutub ka lehe epidermise rakkude kuju (joon. lk. 42, 69 ja

82). Rakkude piirjooned on peaaegu sirged luminiitude taimil, äärmiselt lainelised ja sopilised suurelehiseil rohelise lepa võsade taimil ja vahepealse ehitusega mesofiilseil subalpiinsete niitude taimil. Need anatoomilised iseärasused olenevad kahtlemata ökoloogilisist tingimusist, sest nad on üldjoontes samad teatavas ühingus, vaatamata üksikute liikide süstemaatilisele kuuluvusele. Huvitav on ka õhulõhede rohkus lehe p e a l m i s e l pinnal luminiitude taimil. See tulemus on täielikus kooskõlas autori varemate sellekohaste leidudega arktiliste luminiitude taimil.



Fig. 1.

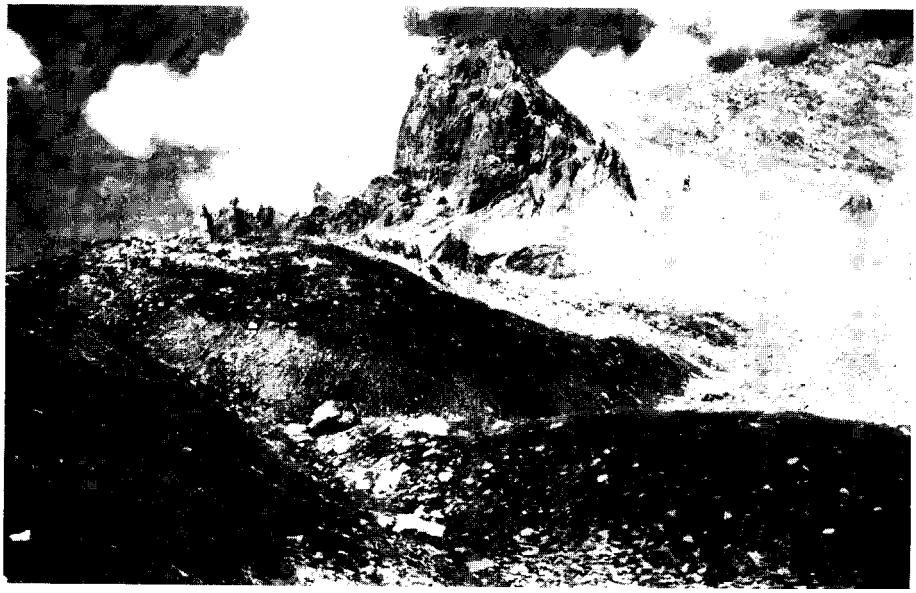


Fig. 2.

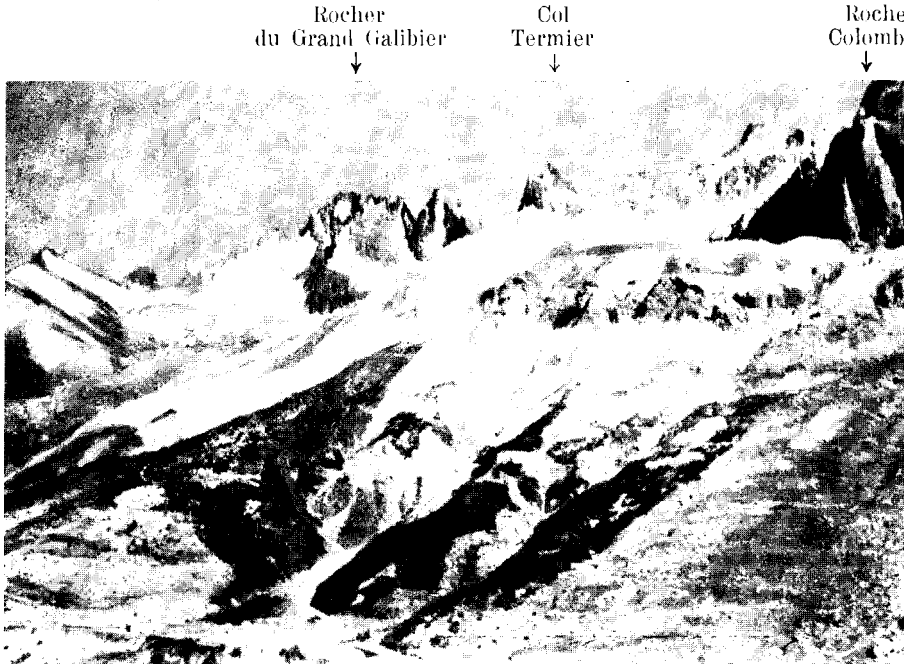

Rocher du Grand Galibier
Col Termier
Roche Colombe

Fig. 3.

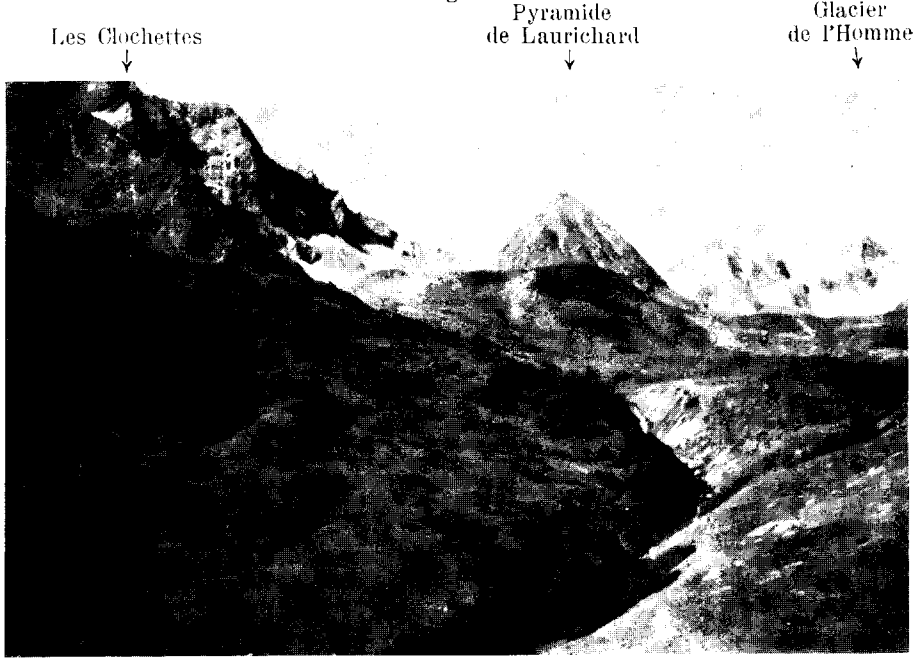

Les Clochettes
Pyramide de Laurichard
Glacier de l'Homme
Prés Brunets

Fig. 4.

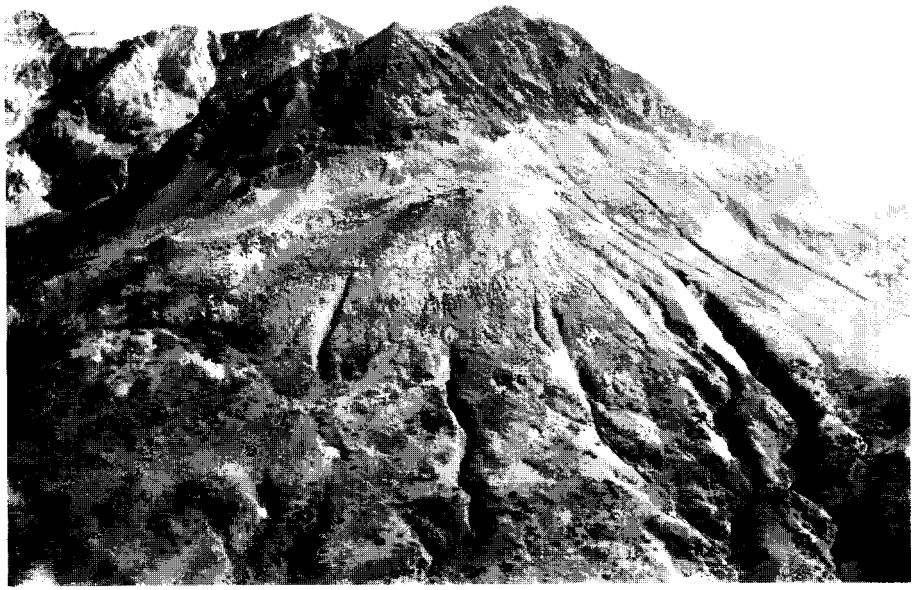


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.

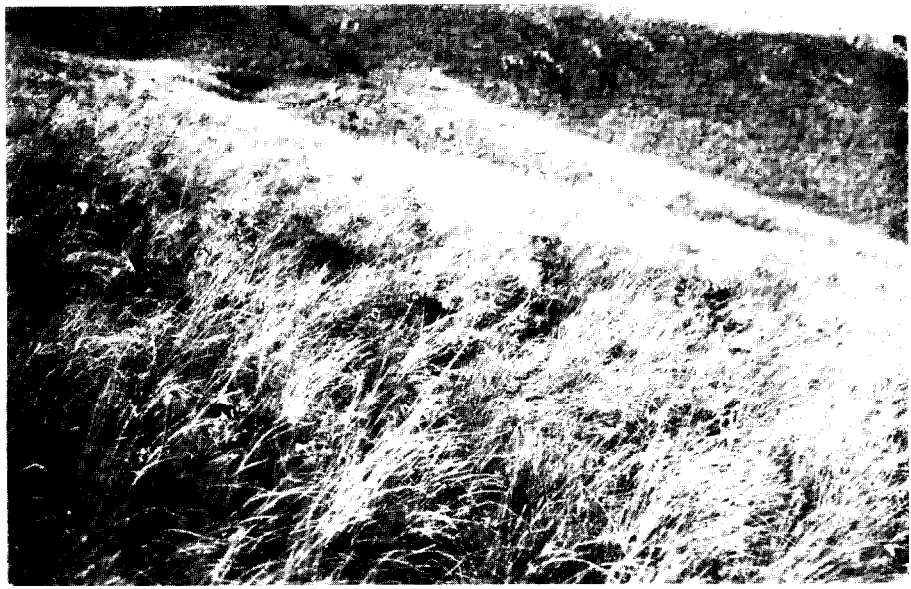


Fig. 9.

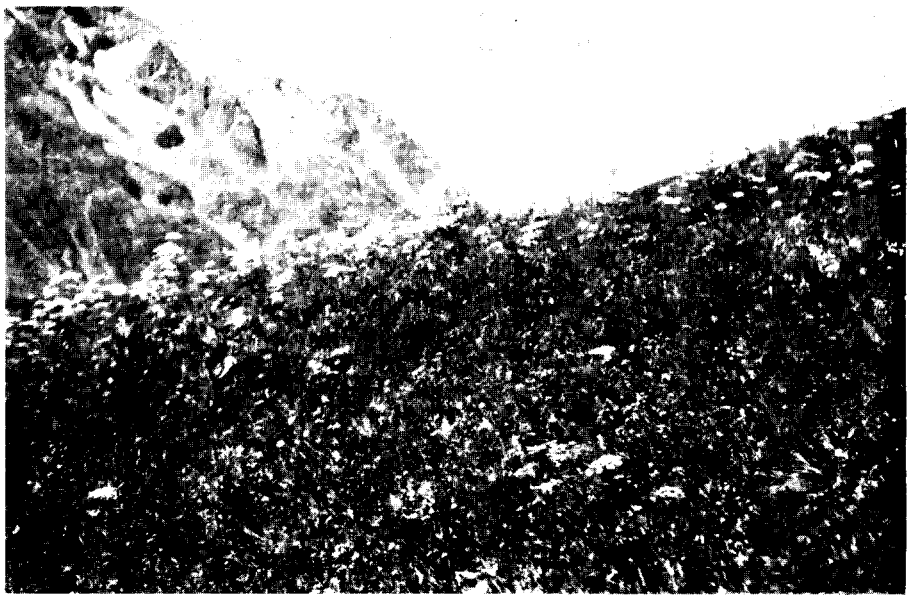


Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.

Bibliographie.

Alechin, W. — Was ist eine Pflanzenassoziation? Repert. spec. nov. regni veget., Beihefte, Bd. 37, Dahlem bei Berlin 1926.

„ Die Alluvionen der Flusstäler in Russland. Repertor. spec. nov. regni veget., Beihefte, Bd. 47, Dahlem bei Berlin 1927.

Allorge, Pierre — Les associations végétales du Vexin Français. Revue générale de Botanique, t. 34, Paris 1922.

Bär, Joh. — Die Flora des Val Onsernone. Vierteljahrsschr. d. Nat. Ges. in Zürich, 59. Jahrg., Zürich 1914.

Beger, Herbert K. E. — Assoziationsstudien in der Waldstufe des Schanfiggs. Beilage des Jahresberichtes der Naturforsch. Gesellsch. Graubündens 1921/22, Chur 1922.

Brachet, Flavien — Herborisations au Lautaret, au Galibier (Hautes-Alpes) et dans les environs. Gap 1894.

Braun, J. — Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rhätisch-Lepontischen Alpen. Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturforsch. Ges. Zürich 48, Zürich 1913.

„ Eine pflanzengeographische Exkursion durchs Unterengadin und in den schweizerischen Nationalpark. Beitr. z. geobot. Landesaufn., herausgeg. von d. pflanzengeogr. Kommission der Schweiz. Naturf. Gesellsch. 4, 1918.

Braun-Blanquet, J. — Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jahrb. der St. Gall. Naturw. Ges. 57, St. Gallen 1921.

„ L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France, avec aperçu sur les migrations des flores dans l'Europe sud-occidentale. Paris-Zurich 1923.

„ Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, 70. Jahrg. (1925), Zürich 1925.

„ Une reconnaissance phytosociologique dans le Briançonnais. Bull. de la Soc. Bot. de France, 5e série, t. 73. Extrait. Paris 1926.

„ Pflanzensoziologie. Berlin 1928.

„ Zentralalpen und Tatra, eine pflanzensoziologische Parallele. Veröff. d. Geobotan. Inst. Rübel in Zürich, 6. Heft, Bern-Berlin 1930.

„ Vegetationsentwicklung im Schweizerisch. Nationalpark. Docum. pour servir à l'exploration scientifique du Parc national suisse (1931), Chur 1931.

Braun-Blanquet, J. und Jenny, H. — Vegetationsentwicklung u. Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. der Schweizerisch. Naturforsch. Gesellsch. 63, 2, 1926.

„ et Pavillard, J. — Vocabulaire de sociologie végétale. 3e éd. Montpellier 1928.

„ et Thellung, A. — Observations sur la végétation et la flore des environs de Zermatt. Bull. de la Soc. Murithienne 41, Sion 1921.

Braun-Blanquet, Gabrielle — Recherches phytogéographiques sur le Massif du Gross-Glockner (Hohe Tauern). Stat. Int. de Géobotan. Méditerr. et Alpine, Montpellier. Commun. 13, Grenoble 1931.

Brockmann-Jerosch, H. — Die Pflanzengesellschaften der Schweizeralpen. I. Teil. Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. Leipzig 1907.

„ Baumgrenze und Klimacharakter. Beitr. zur geobot. Landesaufn. 6, Zürich 1919.

„ Die Vegetation der Schweiz. Pflanzengeogr. Kommission d. Schweizer. Naturforsch. Gesellsch. Beiträge zur geobot. Landesaufnahme 12, Lief. 1—4 (1925—1929).

Cajander, A. K. — Zur Begriffsbestimmung im Gebiet der Pflanzentopographie. Acta Forest. Fenn. 20, Helsingfors 1922.

„ The Theory of Forest Types. Repr. from Acta Forestalia Fennica 29, Helsinki 1926.

„ Wesen und Bedeutung der Waldtypen. Sep. ex Silva fennica 15, Helsinki 1930.

Clements, Frederic E. — Plant Indicators. Carnegie Inst. of Washington 290, Washington 1920.

„ and Weaver, John E. — Experimental Vegetation. The Relation of Climaxes to Climates. Carnegie Institution of Washington 355, Washington 1924.

Coste, H. — Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrees limitrophes. T. I—III. Paris 1901—1906.

Däniker, A. U. — Ein ökologisches Prinzip zur Einteilung der Pflanzengesellschaften Beibl. zur Vierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. in Zürich 1928, 15. Festschrift Hans Schinz. Zürich 1928.

Domin, Karl — The Relations of the Tatra Mountain Vegetation to the Edaphic Factors of the Habitat. Acta Bot. Bohemica, vol. 6—7, Praha 1928.

„ Zur Soziologie der chionophytischen Pflanzenassoziationen des Tatragebirges. Veröff. d. Geobotan. Inst. Rübel in Zürich, 6. Heft, Bern-Berlin 1930.

Douin, Robert — Les Mousses et les Hépatiques fossiles des tufs du Lautaret (Hautes-Alpes). Revue générale de Botanique, t. 35, Paris 1923.

„ Les Muscinées de la région du Lautaret. Revue générale de Botanique, t. 37, Paris 1925.

Douin, Robert — Nouvelles recherches sur les Mousses et les Hépatiques fossiles des tufs du Lautaret (Hautes-Alpes). Revue générale de Botanique, t. 39, Paris 1927.

Du Rietz, G. Einar — Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abh. Upsala 1921.

„ Über das Wachsen der Anzahl der konstanten Arten und der totalen Artenanzahl mit steigendem Areal in natürlichen Pflanzenassoziationen. Särtr. ur Botaniska Notiser 1922, Lund 1922.

„ Studien über die Vegetation der Alpen, mit derjenigen Skandinaviens verglichen. Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 1. Heft. Zürich 1924.

„ und Gams, H. — Zur Bewertung der Bestandestreue bei der Behandlung der Pflanzengesellschaften. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, 69. Jahrg., Zürich 1924.

Emberger, Louis — La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. Revue générale de Botanique, t. 42, Paris 1930.

Flahault, Ch. — Les limites supérieures de la végétation forestière et les prairies pseudoalpines en France. Revue des Eaux et Forêts, t. 40, 1901.

„ und Schröter, C. — Phytogeographische Nomenklatur. Berichte und Vorschläge. IIIe Congrès International de Botanique, Bruxelles 1910.

„ et Schröter, C. — Votes et remarques des membres de la commission pour la nomenclature phytogéographique relatives aux „rapports et propositions". IIIe Congrès Intern. de Botanique, Bruxelles 1910.

Fliche — Flore des tufs calcaires du Lautaret (Hautes-Alpes) et d'Entraigues (Savoie). Bull. Soc. Géol. de France, 4e série, t. 4, 1904.

Flütsch, P. — Über die Pflanzengesellschaften der alpinen Stufe des Berninagebietes. Sep. aus d. Jahresb. d. Naturf. Gesellsch. Graubündens, Bd. 68, Chur 1930.

Frey, Eduard — Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Sonderabdr. aus den Mitteil. der Naturforsch. Gesellsch. Bern aus dem Jahre 1921, Heft 6.

Furrer, Ernst — Vegetationsstudien im Bormiesischen. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, 59. Jahrg., 1914.

„ Begriff und System der Pflanzensukzession. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, 67. Jahrg., 1922.

Gams, H. Einige homologe Pflanzengesellschaften in der subalpinen und alpinen Stufe der Alpen und Skandinaviens. Verh. Schw. Nat. Ges. 102, 1921.

„ Von den Follatères zur Dent de Morcles. Beitr. geobot. Landesaufn. 15, Bern 1927.

Glinka, K. — Die Typen der Bodenbildung. Berlin 1914.

Guyot, Henri — Le Valsorey. Esquisse de botanique géographique et écologique. Mat. p. la levée géobotanique de la Suisse 8, Zurich 1920.

Hagerup, O. — Empetrum hermaphroditum (Lge.) Hagerup — a new tetraploid bisexual species. Dansk Botanisk Arkiv, Bd. 5, 2, København 1927.

Hegi, G. — Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. I—VII. München 1906—1931.

Heim, Roger — Le Jardin alpin et la Flore du Lautaret. „Jardinage", Versailles 1923. 1924.

„ La végétation du bois de la Madeleine et des îlots arbustifs du Col du Lautaret. Extrait du Bulletin de la Société Botanique de France 1926.

Hess, Eugen — Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. Beibl. zum Bot. Centralblatt 37, Abt. 2, 1909.

Jenny-Lips, Heinrich — Vegetationsbedingungen und Pflanzengesellschaften auf Felsschutt. Phytosoz. Untersuch. in den Glarner Alpen. Sonderabdr. aus den Beiheft. z. Botan. Centralblatt, Bd. 46, Abt. 2, Heft 2/3, Dresden 1930.

Kerner, A. — Schieferpflanzen im Kalkgebiet usw. Verhandl. d. K. K. Zoolog.-Botan. Gesellsch. in Wien 1863.

Kilian, W. — Aperçu sommaire de la géologie, de l'orographie et de l'hydrographie des Alpes Dauphinoises. 2e édit. Grenoble 1919.

Kirchner-Loew u. Schröter — Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart 1908—1931.

Klika, J. — Ein Beitrag zur geobotanischen Durchforschung des Steppengebietes im Böhmischen Mittelgebirge. Sonderabdr. aus d. Beiheften zum Botan. Centralbl., Bd. 45, Abt. 2, Dresden 1929.

„ Zweiter Beitrag zur geobotan. Durchforschung der Hohen Tatra (Velká Tatra). Die Felsen- und Hanggesellschaften I. Preslia, vol. 8, 1929.

„ Der Seslerion coeruleae-Verband in den Westkarpathen. Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. 49, Abt. 2, Dresden 1932.

Koch, Walo — Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. 61, Teil 2 (1925), St. Gallen 1926.

„ Die höhere Vegetation der subalpinen Seen und Moorgebiete des Val Piora. Zeitschr. Hydrologie 4, Aarau 1928.

Kylin, Harald — Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. Botan. Notiser, Lund 1926

Lemesle, Robert — Contribution a l'étude de la composition floristique des prairies et des pâturages de la région du Lautaret. Extr. de l'Annuaire de la Société Française d'Économie Alpestre, 6e année, 1926—1927, Nancy 1927.

Lippmaa, Theodor — Pflanzenökologische Untersuchungen aus Norwegisch- und Finnisch-Lappland unter besonderer Berücksichtigung der Lichtfrage. Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuensis (Dorpatensis), vol. 2, fasc. 1/2 et Acta et Commentationes Univ. Tartuensis (Dorpatensis) A XV, 6, Tartu 1929.

„ Pflanzensoziologische Betrachtungen. Acta Inst. et Horti Botan. Univ. Tartuensis (Dorpatensis), vol. 2, fasc. 3/4 et Sitzungsber. d. Naturf. Gesellsch. bei d. Univ. Tartu 38, 1—2, Tartu 1931.

Lippmaa, Theodor — Beiträge zur Kenntnis der Flora und Vegetation Südwest-Estlands. Acta Inst. et Horti Bot. Univers. Tartuensis (Dorpatensis), vol. 2, fasc. 3/4, Tartu 1932.

Litardière, R. de et Malcuit, G. — Contribution à l'étude phytosociologique de la Corse. Le massif du Renoso. Paris 1926.

Lüdi, Werner — Die Sukzession der Pflanzenvereine. Allgem. Betrachtungen über die dynam.-genet. Verhältnisse d. Vegetation in einem Gebiet des Berner Oberlandes. Mitt. Naturf. Ges. in Bern 1919.

„ Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentals und ihre Sukzession. Beitr. z. Geobot. Landesaufn. 9, Zürich 1921.

„ Die Untersuchungen und Gliederung der Sukzessionsvorgänge in unserer Vegetation. Festband H. Christ. Verh. Nat. Ges. in Basel 35, 1, Basel 1923.

„ Beitrag zu den Beziehungen zwischen Vegetation und Zustand des Bodens im westlichen Berner Oberland. Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 37 (1928), p. 15—43.

„ Der Assoziationsbegriff in der Pflanzensoziologie erläutert am Beispiel der Pflanzengesellsch. des Tanzbodengebietes im Lauterbrunnental. Bibliotheca Botanica, H. 96, 1928.

Luquet, A. et Aubert, S. — Études phytogéographiques sur la Chaîne Jurassienne. Recherches sur les assoc. végétales du Mont Tendre. Grenoble 1930.

Luzzatto, Gina — Contributo alla flora del Lautaret (Hautes-Alpes). Estratto dagli Atti della Soc. Ital. di Scienze Naturali, vol. 70 (1931), Milano 1931.

Magnus, K. — Die Vegetationsverhältnisse des Pflanzenschonbezirkes bei Berchtesgaden. Inaug.-Diss. (Zürich). Ansbach 1915.

Maire, René — Études sur la végétation et la flore du Grand Atlas et du Moyen Atlas marocains. Mémoires de la Soc. d. sc. naturelles du Maroc, Rabat-Paris-Londres 1924.

„ Notice. Carte phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie. Alger 1926.

Nichols, G. E. — A working basis for the ecological classification of plant communities. Ecology 4, 1/2, 1923.

Nordhagen, R. — Om homogenitet, konstans og minimiareal. Nyt Magasin for Naturv. 61, Kristiania 1922.

„ Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. I. Die Vegetation. Skrifter utgitt av det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo 1927, I: Mat.-Naturvid. Kl., 1. Bind, Oslo 1928.

Osvald, Hugo — Zur Vegetation der ozeanischen Hochmoore in Norwegen. Svenska Växtsociologiska Sällskapets Handlingar 7, Uppsala och Stockholm 1925.

Palmgren, Alvar — Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Acta Forest. Fennica 22, Helsingforsiae 1922.

Pavillard, J. — Espèces et associations. Essai phytosociologique. Montpellier 1920.

„ Cinq ans de phytosociologie. Montpellier 1922.

„ De la statistique en phytosociologie. Montpellier 1923.

„ Controverses phytosociologiques. Montpellier 1925.

Pawłowski, B., Sokołowski, M. und Wallisch, K. — Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. VII. Teil. Die Pflanzenassoz. und die Flora des Morskie Oko-Tales. Extr. du Bull. de l'Acad. Polon. des Sciences et des Lettres, Cl. d. Sc. Mathém. et Nat., série B: Sc. Naturelles, Cracovie 1928.

Ramann, E. — Bodenbildung und Bodeneinteilung. Berlin (Springer) 1918.

Rouy et Foucault — Flore de France 1903—1908.

Rübel, Eduard — Die Pflanzengesellschaften d. Berninagebietes. Englers Bot. Jahrb., Bd. 49, Leipzig 1912.

„ Alpenmatten-Überwinterungsstadien. Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 3. Heft (Festschr. Carl Schröter), Zürich 1925.

„ Einige skandinavische Vegetationsprobleme. Veröffentl. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 4. Heft, Bern 1927.

„ Pflanzengesellschaften der Erde. Bern-Berlin 1930.

Scherrer, M. — Soziologische Studien am Molinetum des Limmattales. 15. Ber. Zür. bot. Ges., Zürich 1923.

„ Vegetationsstudien im Limmattal. Promotionsarbeit (Eidgenössische Technische Hochschule in Zürich). Zürich 1925.

Schinz, H. und Keller, R. — Flora der Schweiz, I. Teil: Exkursionsflora, 4. Aufl. Zürich 1923. II. Teil: Kritische Flora, 3. Aufl. bearb. von H. Schinz und A. Thellung. Zürich 1914.

Schoenefeld, M. W. de — Rapport sur une excursion faite en août 1860 par la Société Botanique de France au Bourg-d'Oisans, à la Grave, au Lautaret et au Galibier. Bull. de la Soc. Bot. de France, T. 7, Paris 1863.

Schroeter, C. — Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1925. 1926 (2. Aufl.).

Siegrist, R. — Die Auenwälder der Aare mit besonderer Berücksichtigung ihres genetischen Zusammenhanges mit anderen flussbegleitenden Pflanzengesellschaften. Dissert. (Zürich). Aarau 1913.

Skottsberg, C. — Bestämmandet av arternas täckningsgrad i ängssamhällen. Meddel. från Göteborgs Botaniska Trädgård 4, 1928.

Sukatschew, W. — Über einige Grundbegriffe in der Phytosoziologie. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 47, H. 5, Berlin-Dahlem 1929.

Szafer, W., Kulczyński, S., Pawłowski, B., Stecki, K., Sokołowski, M. — Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. III., IV. u. V. Teil. Bull. Int. de l'Acad. Polon. des Sc. et d. Lettres, Cl. des Sc. Mathém. et Nat., sér. B: Sc. Natur., Cracovie 1927.

Tamm, O. — Beitrag zur Diskussion über das Ziel und die Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie. Svensk Bot. Tidskr. 15, 1921.

Tansley, A. G. — Practical Plant Ecology. London and New York 1923.

Verlot — Catalogue raisonné des plantes vasculaires du Dauphiné. Grenoble 1872.

Vierhapper, F. — Beitr. zur Kenntn. d. Flora d. Schweiz. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel 1924, Zürich 1924.

„ Über zwei pflanzensoziologische Streitfragen. Verhandl. d. Zool.-Botan. Gesellsch. in Wien, Jahrg. 1924—25, Bd. 74/75.

„ Vergleichende Studien über Pflanzenassoziationen der Nordkarpathen und Ostalpen. Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 6. Heft, Bern-Berlin 1930.

Villars, Dominique — Prospectus de l'histoire des plantes du Dauphiné etc. Grenoble 1779.

„ Histoire des plantes du Dauphiné etc. Grenoble 1786—89.

Walter, H. — Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena 1927.

Warming, Eug. und Graebner, P. — Eugen Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin 1918.

Wangerin, W. — Beiträge zur pflanzensoziologischen Begriffsbildung und Terminologie. I. Die Assoziation. Repert. spec. nov. regni veget., Beihefte, Bd. 36, Dahlem bei Berlin 1925.

Wlodeck, J. — Bericht über chemische Untersuchungen der Tatra-Böden bezüglich ihrer Beziehungen zu den Pflanzengesellschaften. Kraków 1928. Rés. Bot. Centr., NF. Bd. 14, 1929.

Zlatník, A. — Les associations de la végétation des Karkonoše et le pH. Mémoires de la Société Royale des Sciences de Bohême, Cl. d. Sciences, Prague 1926.

„ Etudes écologiques et sociologiques sur le Seslerion coeruleae et le Seslerion calcariae en Tchécoslovaquie. Travaux de la Société Royale des Sciences de Bohême, Cl. d. Sciences, nouvelle série (VIII), 1, Prague 1928.

Zollitsch, L. — Zur Frage der Bodenstetigkeit alpiner Pflanzen unter besond. Berücksichtigung des Aziditäts- u. Konkurrenzfaktors. Flora, Neue Folge, 22. Bd., 1927.

Yapp, R. H. — The inter-relations of plants in vegetation and the concept of association. Veröff. d. Geobotan. Inst. Rübel, 3. Heft (Festschr. Schröter), 1925.

Explication des Planches.

(Tahvlite seletus.)

Planche I.

Fig. 1. Vue générale prise du Col du Petit Galibier dans la direction SO. Au milieu, l'extrémité ouest de la Crête de Chaillol („Côte Plaine") avec les éboulis et les associations à *Elyna Bellardii* (All.) Koch et à *Salix herbacea* L.; à l'arrière, le massif de la Meije. 24 août 1929.

Fig. 2. Roche du Grand Galibier vue de la partie médiane des torrents de Vallois (à l'ouest de la Roche Colombe). Sur les pentes on voit l'association à *Elyna Bellardii* (All.) Koch; les fragments du pré à neige occupent les depressions. Altit. 2530 m, expos. sud-est. 31 août 1929.

Joon. 1. Üldvaade Col du Petit Galibier'st SO suunas. Keskel paistab Crête de Chaillol mäeaheliku lääneosa („Côte Plaine"). Nõlvi katavad siin avaühingud ja *Elyna Bellardii* ning *Salix herbacea* ühingud. Tagaplaanil võimas Meije'i massiiv.

Joon. 2. Vaade Roche du Grand Galibier'le Vallois ojade keskosast. Vegetatsiooniga kaetud nõlvakuil — *Elyna Bellardii* ühing; madalikkudes on luminiitude fragmendid. Kõrgus ü. m. 2530 m, kagu eksposition.

Planche II.

Fig. 3. Les forêts plantées de mélèzes et de pins (*Pinus montana* Mill.) sur les versants secs ensoleillés au-dessus du tunnel des Vallois, au nord-est du Col du Lautaret (alt. de 1900 m à 2200 m). 21 sept. 1929.

Fig. 4. Vue générale des broussailles à *Alnus viridis* (Chaix) Lam. et DC. nommées Prés Brunets, à l'est du Col du Lautaret, sur la rive droite de la Guisane. Sur la rive gauche, au milieu les tufs avec des parcelles à *Dryas octopetala* L., à l'arrière-plan au milieu la Pyramide de Laurichard. 27 juillet 1929.

Joon. 3. Istutatud metsad (*Larix europaea* ja *Pinus montana*) kuivadel ja päikesekülastel nõlvadel Col du Lautaret'st kirdes ülalpool Vallois' tunnelit.

Joon. 4. Üldvaade *Alnus viridis'e* põõsastikule Col du Lautaret'st idas (n. n. „Prés Brunets") Guisane'i jõe paremal kaldal. Pahemal kaldal *Dryas octopetala* kogumikud (keskel, paremal). Keskel tagaplaanil Pyramide de Laurichard.

Planche III.

Fig. 5. Le versant nord-ouest de la Pyramide de Lauriehard, profondément creusé par de nombreux torrents (à droite, les torrents nommés Rif des Combes). On voit nettement la limite surtout climatique de l'*Alnus viridis* (Chaix) Lam. et DC., alt. de 2100 à 2150 m. 7 sept. 1929.

Fig. 6. Versant nord-est des Clochettes au pied du Combeynot sur la rive droite de la Guisane, avec le Bois de la Madeleine (alt. entre 1800 m et 2050 m, expos. nord-est). Plus haut et à droite les bruyères à *Vaccinium* et *Empetrum*. 1 sept. 1929.

Joon. 5. Ojadest sügavalt uuristatud Pyramide de Laurichard'i loodenõlv. *Alnus viridis*'e kliimalistest teguritest tingitud kõrguspiir paistab selgelt. See piir asub 2100—2150 m kõrgusel.

Joon. 6. Clochettes'ide kirdenõlv Combeynot' massiivi jalal, Guisane'i jõe paremal kaldal n. n. Madeleine'i metsaga (1800—2050 m). Metsast kõrgemal ja paremal *Vaccinium-Empetrum*'i nõmmed.

Planche IV.

Fig. 7. Les pentes rocheuses au nord du Lauzet (nommées la Lauzière). La végétation très clairsemée est formée par *Laserpitium Siler* L., *Senecio Doronicum* L., *Centranthus angustifolius* DC., etc. (assoc. à *Centranthus angustifolius*). *Rhamnus pumila* Turr. est assez fréquente. Alt. 1930 m, exposition sud. 7 sept. 1929.

Fig. 8. Les pentes rocheuses au sud-est de la Roche Robert nommées la Lauzière, avec *Pinus montana* Mill. et *Laserpitium Siler* L. Expos. sud-est, altitude 1800 m. 10 sept. 1929.

Joon. 7. Kaljused järsud nõlvad Lauzet' külast põhjas. Avaühingus siin *Laserpitium Siler*, *Senecio Doronicum*, *Centranthus angustifolius* ja teised. Kaunis sage on ka *Rhamnus pumila*. Kõrgus ü. m. 1930 m, ekspositioon S.

Joon. 8. Kaljused nõlvad Roche Robert'ist kirdes (n. n. la Lauzière). *Pinus montana* ja *Laserpitium Siler* esinevad hulgaliselt. Ekspos. SE, kõrgus ü. m. 1800 m.

Planche V.

Fig. 9. Les associations xérophiles sur le versant sud de la montagne de Chaillol. Au-devant, l'association à *Festuca spadicea*. La croix désigne une dépression avec une végétation plus hygrophile (association à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*). Plus haut, la pente est plus accidentée, le tapis végétal interrompu. Ici se développe l'association à *Sesleria caerulea* et *Avena montana*. Alt. 2230 m, expos. sud. 7 sept. 1929.

Fig. 10. Prairie subalpine (altit. 2200 m.) au versant sud de la Montagne de Chaillol au voisinage de torrents. Les Ombellifères sont *Heracleum Sphondylium* L. et *Laserpitium latifolium* L. Outre ces espèces, on trouve: *Gentiana lutea* L., *Knautia silvatica* (L.) Duby, *Campanula rhomboidalis* L., *Crepis blattarioides* (L.) Vill., *Silene inflata* Sm., *Meum athamanticum* Jacq., *Festuca spadicea* L., etc. 23 juillet 1929.

Joon. 9. Kserofiilsed ühingud Montagne de Chaillol'i lõunanõlval. Esiplaanil *Festuca spadicea* ühing. Ristiga on märgitud lohk selles asuva *Meum athamanticum - Anemone alpina* ühinguga. Kõrgemal järsul nõlval omab taimkate avaühingu iseloomu (*Sesleria caerulea - Avena montana* ühing). Kõrgus ü. m. 2230 m., ekspos. S.

Joon. 10. Subalpiinne niit (ü. m. 2200 m) Montagne de Chaillol'i lõunanõlval. Sarikõielised ülesvõttel on *Heracleum Sphondylium* ja *Laserpitium latifolium*. Teistest liikidest leidub siin: *Gentiana lutea, Knautia silvatica, Campanula rhomboidalis, Crepis blattarioides, Silene inflata, Meum athamanticum, Festuca spadicea.*

Planche VI.

Fig. 11. Facies à *Asphodelus albus* Mill. de l'association à *Festuca spadicea* au sud-ouest du tunnel du Rif Blanc (Col du Lautaret). Expos. est, altit. 1860 m. 27 juillet 1929.

Fig. 12. Association à *Carex Davalliana* et *Swertia perennis* au pied de la Montagne de Chaillol (alt. 2030 m). On voit parmi les tiges et feuilles de *Phragmites communis* Trin.: *Swertia perennis* L. (en fleur), *Parnassia palustris* L. (en fleur), *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb. (avec les fruits). 5 août 1929.

Joon. 11. *Festuca spadicea* ühingu *Asphodelus albus'e* rikas teisend Rif Blanc'i tunnelist (Col du Lautaret' lähedal) edelas. Ekspos. E., kõrgus ü. m. 1860 m.

Joon. 12. *Carex Davalliana - Swertia perennis'e* ühing Montagne de Chaillol'i jalal (kõrgus ü. m. 2030 m). Pilliroo lehtede ja varte vahelt paistavad *Swertia perennis* (õites), *Parnassia palustris* (õites), *Tofieldia calyculata* (viljadega).

Planche VII.

Fig. 13. Broussailles à *Alnus viridis* (Chaix) Lam. et DC. dans les Prés Brunets, à l'est du Col du Lautaret, alt. 1900 m, exposition nord. A l'arrière-plan *Alnus viridis*, au-devant: *Adenostyles albifrons* Rchb., *Rumex arifolius* All., *Ranunculus platanifolius* L., *Mulgedium alpinum* Less. 20 août 1929.

Fig. 14. Végétation à herbes vivaces de grande taille au sud de la Pyramide de Laurichard, au bord des torrents dits Rif des Combes. Altit. 2100 m. Au-devant des inflorescences de *Peucedanum Ostruthium* (L.) Koch et *Rumex arifolius* All., au milieu *Adenostyles albifrons* Rchb., *Aconitum lycoctonum* L. et *Trisetum flavescens* P. B., à l'arrière-plan *Salix* sp. 26 juillet 1929.

Joon. 13. *Alnus viridis'e* põõsastik Col du Lautaret'st idas („Prés Brunets") 1900 m kõrg. ü. m., ekspos. N. Tagaplaanil *Alnus viridis*. Ees: *Adenostyles albifrons, Rumex arifolius, Ranunculus platanifolius, Mulgedium alpinum.*

Joon. 14. Kõrgpüsikute ühing Rif de Combes'i oja kaldal Pyramide de Laurichard'ist lõunas. Kõrgus ü. m. 2100 m. Esiplaanil *Peucedanum Ostruthium* ja *Rumex arifolius*'e õisikud. Keskel *Adenostyles albifrons, Aconitum lycoctonum* ja *Trisetum flavescens*. Tagaplaanil pajuliik.

Table des matières.

I. Introduction 3

Préface 3

Les limites du terrain étudié, sa structure géomorphologique et géologique. Le climat et le sol 5

Notions phytosociologiques 10

II. Associations alpines 22

A. Associations à tapis végétal ouvert 22

L'assoc. à *Androsace helvetica* 23

L'assoc. à *Oxyria digyna* 24

L'assoc. à *Arabis caerulea* 24

L'assoc. à *Trisetum distichophyllum* et *Doronicum grandiflorum* 26

La permanence des associations chasmophytes et des associations alpines à tapis végétal ouvert 28

B. Associations à tapis végétal continu 28

La steppe de neige 28

L'association à *Elyna Bellardii* 28

Remarques sur l'absence de l'association à *Carex curvula* au Lautaret 31

L'association à *Carex sempervirens* 32

Les prés à neige 35

L'assoc. à *Alopecurus Gerardi* 36

L'assoc. à *Alchemilla pentaphyllea* et *Salix herbacea* 36

L'assoc. à *Gentiana punctata* 36

Quelques données sur l'anatomie des plantes des prés à neige 40

Le „climax" et les „groupements permanents" de l'étage alpin du Lautaret 43

III. Associations subalpines 47

A. Associations à tapis végétal ouvert 47

L'association à *Epilobium Fleischeri* 47

L'association à *Centranthus angustifolius* 50

B. Associations à tapis végétal continu 52

Végétation xéro- et mésophytique herbacée de l'étage subalpin 52

L'assoc. à *Sesleria caerulea* 52
L'assoc. à *Festuca violacea* 56
L'assoc. à *Bromus erectus* 56
L'assoc. à *Festuca spadicea* 57
L'assoc. à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina* 61
L'assoc. à *Centaurea montana* 66
La structure anatomique des feuilles des plantes des prairies mésophiles subalpines 68
Végétation hygrophile de l'étage subalpin et alpin 69
L'association à *Sanguisorba officinalis* et *Allium Schoenoprasum* 69
L'assoc. à *Carex Davalliana* et *Swertia perennis* 71
L'assoc. à *Trichophorum caespitosum* 71
Les associations à *Carex Goodenowii*, à *Eriophorum angustifolium*, à *Eriophorum Scheuchzeri*, à *Carex rostrata*, à *Brynm Schleicheri* et à *Saxifraga aizoides* 74
La Vernaie et le bois à Acer pseudoplatanus . . 75
L'assoc. à *Alnus viridis* 76
L'assoc. à *Acer pseudoplatanus* 77
La structure anatomique des feuilles des plantes de la Vernaie et du bois à *Acer pseudoplatanus* 80
Les bruyères subalpines 84
L'assoc. à *Vaccinium* et *Empetrum hermaphroditum* 84
Le *Rhododendron ferrugineum* dans les bruyères et dans d'autres associations au Lautaret 86

Kokkuvõte 89

Bibliographie 97
Explication des Planches 104



Esquisse d'une Carte de la Distribution des Associations végétales dans une partie des Hautes Alpes (Col du Lautaret)

par T. Lippmaa.

Explication des signatures. 1. Désert pierreux presque sans végétation, et végétation des éboulis alpins. — 2. Steppe de neige (assoc. à *Elyna Bellardii* et partiellement assoc. à *Carex sempervirens*). — 3. Prés à neige (assoc. à *Salix herbacea* et *Alchemilla pentaphyllea* et assoc. à *Alopecurus Gerardi*). — 4. *Gentiana punctata* (assoc. à *Gentiana punctata*). — 5. Végétation marécageuse alpine (assoc. à *Trichophorum caespitosum*, à *Eriophorum angustifolium*, à *Eriophorum Scheuchzeri*, etc.). — 6. Végétation souvent très clairsemée des éboulis subalpins. — 7. Végétation des alluvions (assoc. à *Epilobium Fleischeri* et fac. à *Hippophaë rhamnoides*). — 8. Association à *Sesleria caerulea* et *Avena montana* [par endroits très fragmentée et dégradée par l'homme, p. ex. au nord du Pied du Col (les Grands Plats, les Petits Plats, l'Aynarde), au-dessous des Crevasses, autour du Clot Julien et de la Madeleine, etc.]. — 9. Association à *Carex sempervirens*, var. subalpine, souvent dégradée par le pâturage. — 10. Prairies subalpines (assoc. à *Meum athamanticum* et *Anemone alpina*, assoc. à *Centaurea montana*, assoc. à *Festuca spadicea*). Partiellement cette végétation est plus ou moins dégradée par le pâturage, p. ex. entre le Pied du Col et le Rocher Blanc (la Verzilla), entre les Chalets la Mandette et la Madeleine, etc. — 11. Végétation marécageuse subalpine (assoc. à *Trichophorum caespitosum*, assoc. à *Carex Davalliana* et *Sweertia perennis*, etc.). — 12. Vernaie à *Alnus viridis* et buissons à *Alnus viridis* isolés. — 13. Bruyères subalpines et alpines (assoc. à *Vaccinium* et *Empetrum hermaphroditum*). — 14. *Rhododendron ferrugineum*. — 15. Peuplements à *Salix glauca*, *S. hastata*, *S. reticulata*, etc. — 16. Saules des alluvions (*Salix purpurea*, *S. daphnoides*, *S. nigricans*, etc.). — 17. *Acer pseudoplatanus*. — 18. *Pinus montana*. — 19. *Larix europaea*.

DIE SÜDÖSTLICHE MOORBUCHT VON LAUGE

VON

E. MARKUS

TARTU 1933

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu, 1933

Es handelt sich hier um den südöstlichen Teil des Moores von Lauge, der 10 km westlich von Tartu liegt und einen Durchmesser von 1—1,5 km hat.

Die vorliegende Arbeit stellt sich zur Aufgabe die Bestandteile der genannten Moorbucht zu untersuchen und diese Bucht als landschaftlichen Komplex zu charakterisieren.

Bei der Untersuchung eines landschaftlichen Komplexes stellen wir zuerst die im Untersuchungsgebiet vorkommenden Individuen und Arten der Naturkomplexe auf, wobei wir der Homogeneität der Komplexindividuen unsere besondere Aufmerksamkeit zuwenden. Dann folgt die Aufstellung der realen und idealen landschaftlichen Komplexe verschiedener Grössenordnung.

Aufstellung kleinster Naturkomplexe.

Das Komplexindividuum [1]) stellt den kleinsten Naturkomplex dar, der mehr oder weniger homogene Elemente aufweist. Um die Homogeneität eines bestimmten Komplexindividuums nachzuprüfen, beschreibt man eine Anzahl von Abschnitten dieses Individuums und vergleicht sie miteinander.

Im zentralen Teil der Moorbucht von Lauge steht ein junger Birkenwald (Karte II, VI b), der 700 m lang und 250 m breit ist. Die 8—15 m hohe Birke *Betula pubescens* ist gesund und stattlich. Zwischen den Birken finden sich Kiefern und Fichten.

Die Tabelle I enthält 10 Probeflächen (1—10) aus dem genannten Birkenwalde und alle in diesen Probeflächen auftretenden Pflanzenarten [2]). Sie zeigt, dass die Vegetation des Birkenwaldes durch zehn Konstanten charakterisiert wird. Das sind: *Betula pubescens* W. [3]), *Pinus silvestris* W., *Picea excelsa* G., *Aira caespitosa*, *Angelica silvestris*, *Carex panicea*, *Comarum palustre*, *Geum rivale*, *Pirola secunda* und *Potentilla tormentilla*. Einen Konstanzgrad von IV erreichen *Juniperus communis*, *Rhamnus frangula*, *Aspidium spinulosum*, *Carex flava*, *Carex Goodenoughi*, *Cirsium palustre*, *Filipendula ulmaria* und *Menyanthes trifoliata*. So haben die beschriebenen Probeflächen viele gemeinsame Pflanzenarten: konstant sind zehn Arten, den Konstanzgrad IV und V erreichen 18 Arten. Andere Arten sind über alle 10 Probeflächen gleichmässig verteilt, wobei keine einzige Probefläche nur ihr eigene Arten enthält. Kurz gesagt, die Zusammensetzung der Vegetation zeigt, dass der ganze Birkenwald zu ein und derselben Assoziation gehört und eine homogene Pflanzendecke hat.

---

1) Markus, E. Naturkomplexe von Alatskivi. Acta et Comment. Univers. Tartuensis (Dorpatensis) A XVIII. 8. 1930. S. 3.

2) Die Probeflächen wurden nach der Methode der Schweizer Pflanzengeographen aufgenommen (Rübel, E. Betrachtung über einige pflanzensoziologische Auffassungsdifferenzen. Beibl. zu den Veröffentl. d. Geobot. Instit. Rübel in Zürich. Bd. 2. 1925. S. 6).

3) W. = Waldschicht, G. = Gebüschschicht.

Tabelle I. Die Vegetation des drainierten Niedermoores.

Probeflächen / Pflanzenarten	Das Gebiet des landschaftlichen Komplexes VIb [1]												Komplex VIa [1]			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	K. [2]	B. [3]	M	N	O	P
Waldschicht	5	5	5	5	4	3	4	3	2	1	V	4				
Betula pubescens	5	5	5	5	4	2	4	3	2	1	V	4	3	5	5	*
Pinus silvestris	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	V	1				
Picea excelsa	1		1	1		1					II	4	1			
Gebüschschicht	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	1				
Picea excelsa	1	1	1	1	1	1	1	1		1	V	1	1			1
Betula pubescens				1	1	3	1	1	3	1	IV	1	4	1	1	1
Juniperus communis	1	1			1	1	1	1	1	1	IV	1	1		1	
Rhamnus frangula	1			1	1	1	1	1	1	1	IV	1		1		1
Betula humilis					1			1	1		II	1				1
Sorbus aucuparia	1							1	1		II	1				
Alnus incana				1							I	1		1		
Pinus silvestris							1				I	1	1			1
Populus tremula		1					1				I	1	1			
Ribes nigrum							1	1			I	1				
Viburnum opulus							1				I	1				
Feldschicht	3	3	3	3	5	5	4	5	5	5	V	4				
Aira caespitosa	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	V	1	1	1	1	1
Angelica silvestris	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	1		1	1	1
Carex panicea	3	1	1	1	2	2	1	3	2	2	V	2	2	1	1	3
Comarum palustre	1	1	1	1	1	4	1	2	1	2	V	1	1	1	1	1
Geum rivale	1	1	1	1	2	1	1	1	3	1	V	1	1	1	1	1
Pirola secunda	1	1	1	1	1	1	1	1	1		V	1	1			1
Potentilla tormentilla	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	1	1	1	1	1
Aspidium spinulosum	1	1	1	1	1	1				2	IV	1		1	1	
Carex flava	1	1		1	1	1		1	1	2	IV	1	1		1	1
Carex Goodenoughi	1	1		1		1	1	1		2	IV	1	1	1		1
Cirsium palustre	1	1	1	1		1		1	1	1	IV	1	1			1
Filipendula ulmaria			1		2	1	1	1	2	1	IV	1	1	1	2	2
Menyanthes trifoliata	1	2	1	1		1	1	1		1	IV	1	1			

1) Karte II. 2) K. = Konstanzgrad. 3) B. = Bedeckungsgrad. * = Stubben.

Probeflächen / Pflanzenarten	Das Gebiet des landschaftlichen Komplexes VIb												Komplex VIa			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	K.	B.	M	N	O	P
Agrostis alba	1	1	1	1	1				1		III	1	1	1		1
Fragaria vesca		1	1	1					1	1	III	1	1	1		
Galium uliginosum	1	1	1			1	1	1			III	1	1	1		1
Peucedanum palustre	1			1	1	1		1	1		III	1		1		1
Ranunculus cassubicus	1	1	1	1	1					1	III	1	1	1	1	1
Brunella vulgaris		1	1		1	1					II	1	1			1
Caltha palustris		1	1	1			1				II	1	1		1	1
Carex rostrata	1							1		1	II	1				
Equisetum heleocharis		1	1				1	1			II	1				
Equisetum silvaticum					1	1		1		1	II	1	1	1	1	1
Eriophorum latifolium				1			1			1	II	1				
Ranunculus repens			1		1		1			1	II	1	1	1		1
Rhamnus frangula	1		1					1			II	1				
Rubus idaeus					1	1			2		II	1				
Rubus saxatilis	1				2			1	5		II	1		1	1	
Crepis paludosa	1										I	1				
Luzula multiflora	1						1				I	1	1			
Lysimachia thyrsiflora	1									1	I	1				
Lysimachia vulgaris					1						I	1				
Majanthemum bifolium					1						I	1				
Orchis maculatus	1										I	1				
Oxycoccus palustris						1		1			I	1				
Phragmites communis					1						I	1				
Rumex acetosa	1					1					I	1				
Vaccinium uliginosum				1							I	1				
Carex pseudocyperus														3	3	
Lycopodium annotinum													1			
Viburnum opulus													1			
Vicia silvatica													1			1
Bodenschicht	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	1				
Hypnum Schreberi	1	1	1	1			1			1	III	1	1			1
Hylocomium splendens	1	1			1					1	II	1				
Acrocladium cuspidatum				1					1		I	1		1	1	1
Climatium dendroides							1				I	1		1	1	1
Mnium cinclidioides								1			I	1		1	1	
Rhytidiadelphus triquetrus		1				1					I	1			1	

Der Boden besteht in allen 10 Querschnitten aus drei Horizonten. Der oberste Horizont besteht aus einer verwesten bruchwaldtorfähnlichen Masse, die 3—10 cm mächtig ist. Unter ihr liegt 30—150 cm mächtiger verwester Seggentorf. Dann folgt bläulicher Lehm — ein Gleyhorizont. So besteht der Boden im ganzen Birkenwalde aus denselben Horizonten, die ihrem Charakter nach in allen Bodenquerschnitten übereinstimmen.

Ebenso homogen ist das Relief des Birkenwaldes. Die Erdfläche ist fast eben und dabei nur schwach nach W geneigt: das Gefälle beträgt 1/900 [1]) (genauer 1/890), und verstreute Bulten erreichen eine Höhe von 20—25 cm und einen Durchmesser von 40—100 cm.

Das lithologische Element wird im ganzen Birkenwalde durch bläulichen Lehm vertreten.

Die gleichzeitigen Messungen des Grundwasserniveaus im Birkenwalde und in den höheren Bruchwaldmooren von Matsi (Karte I) zeigen, dass das Grundwasserniveau im Birkenwalde höher als an der unteren Grenze und tiefer als an der oberen Grenze des höheren Bruchwaldmoors liegt. Also stimmt der genannte Birkenwald seinen hydrologischen Elementen nach mit dem höheren Bruchwaldmoor überein.

Über die klimatischen Bedingungen unseres Birkenwaldes liegen keine Beobachtungen vor. Doch kann das Klima eines kleinen Gebiets als gleichmässig betrachtet werden.

Wie die Tabellen I, II und III zeigen, stimmen die Probeflächen 1—10 in ihren meisten Elementen überein. Nur im Gebiet der Probeflächen 8—10 erfolgt periodisches Mähen, und sie gehören deshalb zu einem anderen, speziellen Komplexindividuum. Die Probeflächen 1—7 aber zeigen ein und dasselbe Komplexindividuum, das homogene Elemente hat. Es kann als dräniertes Niedermoor [2]) bezeichnet werden.

Ausser dem beschriebenen dränierten Niedermoor (Karte II, VI b) gibt es im Untersuchungsgebiet noch vier andere dränierte Niedermoore (Tab. I, M, N, O, P; Karte II, im Gebiete des landschaftlichen Komplexes VI a), die die Aufstellung einer eigenen Komplexart ermöglichen: alle genannten dränierten Niedermoore charakterisieren sich durch die oben erwähnten hydrologischen,

1) Tangens des Neigungswinkels = 1/900.

2) Genauer: mit Wald bedecktes stark dräniertes Niedermoor.

pedologischen, topographischen u. a. Bedingungen. Doch statt der zehn Konstanten sind nur sechs Pflanzenarten allen genannten Komplexindividuen gemeinsam (*Betula pubescens* W., *Aira caespitosa*, *Carex panicea*, *Comarum palustre*, *Geum rivale*, *Potentilla tormentilla*).

Die Probeflächen 5, 6 und 7 (Tab. I) stellen einen lichten Wald dar, der als eine Subspezies der oben aufgestellten Komplexart betrachtet werden kann: er charakterisiert sich durch eine undichte Waldschicht (Bedeckungsgrad von unter 5), eine dichtere Feldschicht (Bedeckungsgrad 4—5) und einen gebundenen oberen Bodenhorizont, wobei in der Feldschicht einige Pflanzenarten (*Comarum palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Rubus saxatilis*) besonders reichlich vorkommen. Doch erscheint dieser lichte Wald nicht als eine selbständige Komplexart, denn er enthält mit der oben erwähnten Komplexart gemeinsame Pflanzenarten, gemeinsame Bodenhorizonte u. s. w.

Die Baumwiese (Tab. I, Probeflächen 8—10) enthält verstreut vorkommende Birken, eine lückenlose Feldschicht (Bedeckungsgrad 5), worin Gräser reichlich vorkommen, und einen stark gebundenen oberen Bodenhorizont. Obgleich sie nach ihren Konstanten, ihren Bodenhorizonten u. s. w. mit dem oben beschriebenen Birkenwalde übereinstimmt, unterscheidet sie sich von dem letzteren durch ihr anthropologisches Element (Mähen, Tab. II) und erscheint deshalb als eine selbständige Komplexart.

Um die im Untersuchungsgebiet erfolgte Grenzverschiebung [1]) zu untersuchen, betrachten wir denjenigen Boden des Niedermoors, worin fremde Glieder vorkommen. Dieser Boden enthält verwesten Seggentorf und einen den Seggentorf bedeckenden verwesten bruchwaldtorfähnlichen oberen Horizont: beim Vordringen des Waldes ins Moor bedeckte sich der Boden mit einem verwesten oberen Horizont.

Der Charakter der Grenzverschiebung macht die Zusammensetzung der Vegetation des Niedermoores verständlich. Diese anormale Vegetation [2]) besteht hauptsächlich aus den vordringen-

1) Markus, E. Chorogenese und Grenzverschiebung. Acta et Comment. Univers. Tartuensis (Dorpatensis) A XXIII. 2. 1932.

2) Markus, E. Verschiebung der Naturkomplexe in Europa. Geograph. Zeitschr. XXXII. 10. 1926. S. 519.

den Arten [1]), unter denen nur wenige zurückweichende Pflanzen verstreut sind. Infolge des Vorrückens des Waldes dringen heute ins Niedermoor *Angelica silvestris, Filipendula ulmaria, Fragaria vesca, Geum rivale, Rubus idaeus* u. a. ein. Die zurückweichende Vegetation bilden *Carex rostrata, Comarum palustre, Equisetum heleocharis, Menyanthes trifoliata, Phragmites communis* u. a. Die vordringenden Arten gehören zu dem höheren Bruchwaldmoor (*Angelica silvestris, Cirsium palustre, Geum rivale, Filipendula ulmaria, Ribes nigrum* u. a.), zum Teil zum flachen Walde (*Fragaria vesca, Rubus saxatilis, Hypnum Schreberi* u. a.) und zum niederen Bruchwaldmoor (*Betula pubescens, Rhamnus frangula* u. a.) sowie zu anderen Naturkomplexen. Der Wald dringt ins Moor vor infolge der Anlegung von tieferen Gräben.

Entsprechend den drei Versumpfungsstadien kann man auch drei Stadien der Dränierung unterscheiden. Im dränierten Niedermoor haben wir es mit dem dritten Stadium der Dränierung zu tun.

Nach der Beschreibung der Komplexarten sind Einheiten höherer Grössenordnung — Gattungen, Familien u. a. — aufzustellen.

Wie die Tabellen II und III zeigen, gibt es im Untersuchungsgebiet fünf Komplexarten — Wald, Wiese, Weide, Baumwiese und früheres Ackerland, die unter dem Namen eines stark dränierten Niedermoores zusammengefasst werden können. Das letztere charakterisiert sich (Tab. III) durch *Carex panicea, Geum rivale, Potentilla tormentilla*, durch einen Boden. der aus einem verwesten oberen Horizont, verwestem Seggentorf und einem Gleyhorizont besteht, durch Dränage des Bodens, durch die dem Erlenbruchwaldmoor entsprechenden hydrologischen Bedingungen u. s. w. Die einzelnen Komplexarten des stark dränierten Niedermoors unterscheiden sich untereinander durch die Zusammensetzung ihrer Vegetation, ihrer Böden u. s. w. So enthält früheres Ackerland im Boden eine Kulturschicht. Die Birke *Betula pubescens* tritt als Baum nur im Walde und in der Baumwiese auf. Die Weide wird als Viehweide benutzt.

Schwach dräniertes Niedermoor, echt dräniertes Niedermoor und stark dräniertes Niedermoor [2]) werden als dräniertes Niedermoor zusammengefasst.

1) Markus, E. Die Grenzverschiebung des Waldes und des Moores in Alatskivi. Acta et Comment. Univers. Tartuensis (Dorpatensis) A XIV. 3. S. 115.

2) Markus, E. Die Grenzverschiebung usw. S. 112.

Tabelle II. Stark dräniertes Niedermoor.

Elemente der Naturkomplexe \ Komplexarten	Wald		Baumwiese	Wiese [1]	Früheres Ackerland [1]	Weide [1]
		Lichter Wald				
Konstante Pflanzenarten [2]	*Betula pubescens* W. [3]					
	Carex paniced					
	Geum rivale					
	Potentilla tormentilla					
	Comarum palustre					
	Aira caespitosa			*Achillea Millefolium*		
				Betula pubescens W. [3]		
				Brunella vulgaris		
				Galium palustre		
				Luzula multiflora		
				Vicia silvatica		
				Festuca rubra		
				Filipendula ulmaria	*Acrocladium cuspidatum*	
					Rumex acetosa	
Bodenhorizonte	Verwester oberer Bodenhorizont					
	wenig gebunden	gebunden	stark gebunden			
	Verwester Seggentorf Gleyhorizont					
Grundwasserniveau	Entspricht dem Grundwasserniveau des höheren Bruchwaldmoors					
Geologischer Untergrund	Wasserdichtes Gestein					
Relief	Eine fast horizontale und ebene Erdfläche (Gefälle 1/900)					
Tätigkeit des Menschen	Dränierung					
	Ausholzen					Weiden
			Mähen		Beackerung	

[1]) à 5 Probeflächen (das Gebiet der landschaftlichen Komplexe III a—c und IV, Karte II).

[2]) Hier sind nur diejenigen Pflanzenarten aufgezählt, die auf allen Probeflächen konstatiert worden sind.

[3]) W. = Waldschicht, F. = Feldschicht.

Tabelle III. Stark dräniertes Niedermoor.

	Wald	Baum-wiese	Wiese	Früheres Ackerland	Weide
Gemeinsame Eigenschaften der Komplexarten	*Carex paniceа*				
	Geum rivale				
	Potentilla tormentilla				
	Verwester oberer Bodenhorizont				
	Verwester Seggentorf				
	Dränierung				
	u. s. w.				
Spezielle Eigenschaften einzelner Komplexarten	Bäume				
		Mähen		Beackerung	Weiden
					u. s. w.

Ob das dränierte Niedermoor eine Komplexgattung oder eine Familie darstellt, muss durch die Untersuchung einer grösseren Zahl von Niedermooren festgestellt werden.

In der beschriebenen Weise sind auch alle anderen Komplexarten zu untersuchen.

Aufstellung landschaftlicher Komplexe.

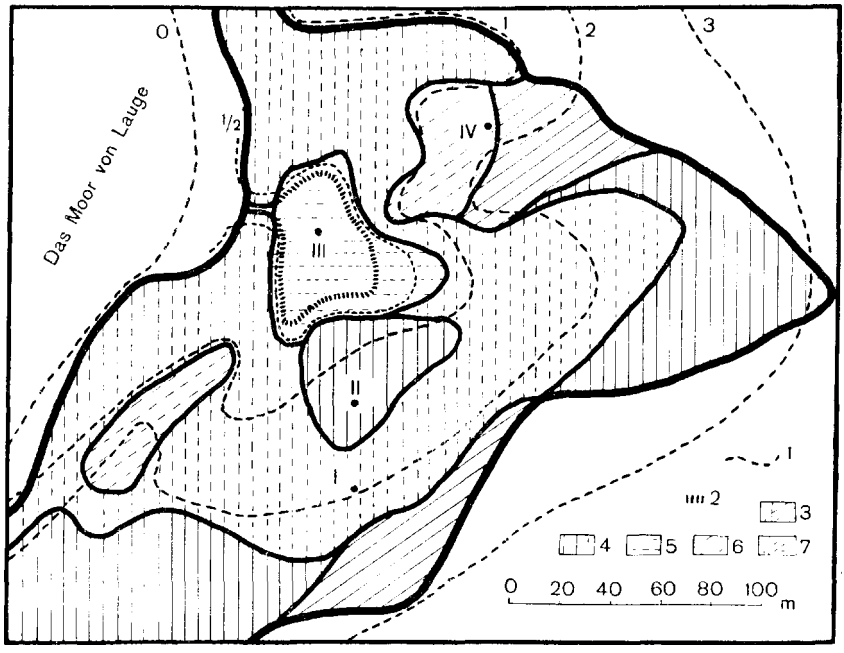
Hettner[1]) unterscheidet Typen und Komplexe. Die letzteren entsprechen meinen landschaftlichen Komplexen[2]). Das sind Gruppen von Naturkomplexen, die gemeinschaftlich auftreten. Der landschaftliche Komplex unterscheidet sich von der Komplexgattung dadurch, dass ein und dieselbe Komplexart nur einer bestimmten Gattung angehört, während sie in verschiedenen landschaftlichen Komplexen auftreten kann.

Ein interessanter landschaftlicher Komplex — eine geneigte Erlenbruchmulde — befindet sich im südwest-

1) Hettner, A. Die Geographie, ihre Geschichte, ihr Wesen und ihre Methoden. Breslau 1927. S. 223 u. 293.

2) Markus, E. Naturkomplexe von Alatskivi usw. S. 9.

lichen Teil des Untersuchungsgebietes (Karten I und II). Die Erlenbruchmulde ist 300 m lang und 250 m breit und wird von zwei Arten des höheren Bruchwaldmoors (Bruchwald, Bruchwiese), zwei Arten des Podsolmoors (Wald, Wiese) und einer



Karte I. Erlenbruchmulde von Matsi.

1. Isohypsen (die Zahlen zeigen die Höhe über dem Niveau des Moores in Metern).
2. Die Grenze des Gebietes, das am 21. August 1930 mit Wasser bedeckt war (Tiefe des Wassers 8—20 cm).
3. Wald.
4. Höheres Bruchwaldmoor.
5. Niederes Bruchwaldmoor.
6. Podsolmoor.
7. Wiese.

I, II, III, IV . . . . Bodenquerschnitte.
Nord oben.

Art des niederen Bruchwaldmoors (Bruchwiese) gebildet (Tab. IV). Ausser den genannten Arten gehören zur Erlenbruchmulde ein Pfad, der die Mulde durchquert, und ein natürlicher flacher Graben, der eine spärliche Vegetation (*Alisma plantago*, *Carex panicea*, *Juncus conglomeratus* u. a.) beherbergt, nur 14 m lang,

Tabelle IV. Die

Ihre wichtigsten Glieder	Konstante Pflanzenarten	Bodenhorizonte
Niederes Bruchwaldmoor: Wiese (5 [1])	*Betula pubescens* G. [2]) *Carex Goodenoughi* *Carex panicea* *Equisetum heleocharis* *Acrocladium cuspidatum*	Birkentorf Dunkler Horizont Rostbrauner Horizont Gleyhorizont
Höheres Bruchwaldmoor: Wiese (7)	*Carex flava* *Carex Goodenoughi* *Carex panicea* *Equisetum silvaticum* *Festuca rubra* *Filipendula ulmaria* *Geum rivale* *Luzula multiflora* *Ranunculus repens*	Erlentorf Dunkler Horizont Weisslicher Horizont Rostbrauner Horizont Gleyhorizont
Höheres Bruchwaldmoor: Wald (7)	*Alnus incana* W. [1]) *Aira caespitosa* *Angelica silvestris* *Crepis paludosa* *Filipendula ulmaria* *Geum rivale*	Erlentorf Dunkler Horizont Weisslicher Horizont Rostbrauner Horizont Gleyhorizont
Podsolmoor: Wiese (3)	*Achillea Millefolium* *Brunella vulgaris* *Geum rivale* *Potentilla tormentilla* *Vicia silvatica*	Rohhumus Humushorizont Grauweisser Horizont mit dunklen Fleckchen Rostbrauner Horizont Gleyhorizont
Podsolmoor: Wald (4)	*Picea excelsa* W. *Pinus silvestris* W. *Juniperus communis* *Aira caespitosa* *Vaccinium myrtillus* *Vaccinium uliginosum* *Vaccinium vitis idaea* *Acrocladium cuspidatum*	Rohhumus Humushorizont Grauweisser Horizont Brauner Horizont Rostbrauner Horizont Gleyhorizont

[1]) Zahl der Aufnahmen.

[2]) W. = Waldschicht, G. = Gebüschschicht.

Erlenbruchmulde von Matsi.

Ungefähre mittlere Tiefe des Grundwasserniveaus im Sommer	Wasserarme Zeit	Zeit mit mässiger Wassermenge	Wasserreiche Zeit	Relief	Geologischer Untergrund	Tätigkeit des Menschen
0 cm	Mässige	Die Erdfläche ist mit Wasser bedeckt	Viel Wasser	Niedrigster, fast horizontaler Teil der Bruchmulde	Torf	Wenig
¼ m	Bedeutende			Geneigte Erdflächen, Abhänge der Bruchmulde		
½ m	Kaum bemerkbare					
Mässige Schwankungen des Grundwasserniveaus						
Parallelität der Kurven des Grundwasserniveaus						
Das Grundwasserniveau nähert sich der Erdoberfläche						
Kleine Aufwölbungen oder höhere Abschnitte der Bruchmulde						
Sand					Sand	Mähen
Ausholzen						Ausholzen

$3^1/_2$ m breit und 30—40 cm tief, von Sand und anderem angeschwemmtem Material eigenommen ist und so als das kleinste Komplexindividuum des Untersuchungsgebiets erscheint.

Die niedere Bruchwiese nimmt den niedrigsten Teil der Erlenbruchmulde ein und erreicht im Durchmesser 70 m. Sie ist durch den oben erwähnten Graben mit dem echten Moor von

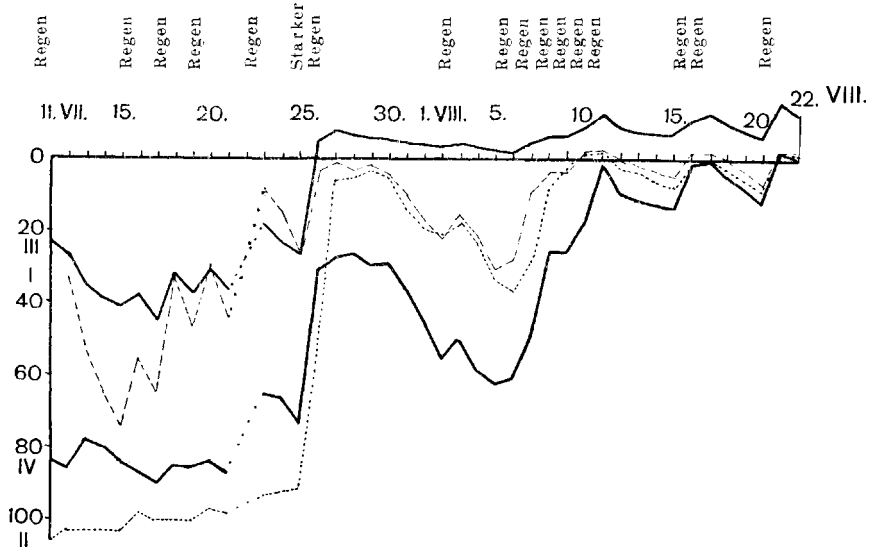


Abb. 1. Tiefe des Grundwasserniveaus (11. Juli — 22. August 1930)[1]).
I, II, III, IV . . . . Bodenquerschnitte (s. Karte 1):
Podsolmoor IV.
Höheres Bruchwaldmoor: Wiese I.
„ „ Wald II.
Niederes Bruchwaldmoor III.

Lauge verbunden und von einem höheren Bruchwaldmoor (Wald und Wiese) umgeben. An den Rändern der Erlenbruchmulde liegt Podsolmoor, das als Wald oder Wiese erscheint.

Seinem Relief nach stellt der zu besprechende landschaftliche Komplex eine talähnliche Vertiefung dar, die 3 m tief und nach W geneigt und deren westlicher Teil breit, der östliche schmal ist. Das Gefälle beträgt an der Achse der Bruchmulde (O—W) 1/80, am nördlichen Flügel 1/50—1/60, am südlichen Flügel 1/110 und im Gebiet der niederen Bruchwiese 1/400.

Im Untergrunde der Bruchmulde liegt Bänderton, der hier als Lehm erscheint.

1) Am 22. Juli wurde die Tiefe des Grundwassers nicht gemessen.

Hydrologische Beobachtungen im Sommer des Jahres 1930 liessen in der Erlenbruchmulde eine wasserarme Zeit, eine wasserreiche und eine solche mit mässiger Wassermenge unterscheiden. Gewöhnlich (26. VII — 10. VIII) sind die flachen Vertiefungen eines niederen Bruchwaldmoors (Bodenquerschnitt III) im Sommer mit Wasser bedeckt. Im Poldsolmoor liegt das Grundwasser in einer Tiefe von ungefähr $^1/_2$ m. Die Tiefe des Grundwasserniveaus im höheren Bruchwaldmoor schwankt um $^1/_4$ m. In der wasserarmen Zeit (11. VII — 25. VII) ist die Erdoberfläche im niederen Bruchwaldmoor nicht mit Wasser bedeckt: das Grundwasserniveau sinkt hier bis zu einer Tiefe von $^1/_4$ m und im Podsolmoor (Bodenquerschnitt IV) bis zu einer Tiefe von $^3/_4$ m. In der höheren Bruchwiese (Bodenquerschnitt I) ist eine charakteristische Schwankung des Grundwasserniveaus [1]) zu konstatieren; das Grundwasser steigt stark beim Regen und fällt in trockener Zeit. Einen besonderen Gang zeigt die Kurve des höheren Bruchwaldes (Bodenquerschnitt II). Das Grundwasser liegt hier in trockener Zeit sogar tiefer als im Podsolmoor. Es ist dabei fast gar keinen Schwankungen unterworfen und steigt infolge des Regens nur langsam. Bei einem starken Regen (25. und 26. Juli) macht die Kurve des höheren Bruchwaldes einen sehr grossen Sprung (85 cm) und fällt später, in der Zeit mässigen Regenfalls, mit der Kurve der höheren Bruchwiese zusammen. So haben beide Arten des höheren Bruchwaldmoors gewöhnlich identische hydrologische Verhältnisse. Die grosse Tiefe des Grundwasserniveaus im höheren Bruchwald in regenarmer Zeit ist durch die starke Verdunstung im Walde zu erklären [2]). In wasserreicher Zeit (10. VIII — 22. VIII) nähert sich das Grundwasser im höheren Bruchwaldmoor und im Podsolmoor der Erdoberfläche und quillt oft über die Ränder der Bodenquerschnitte.

Infolge der Form der geneigten Erlenbruchmulde sammelt sich darin im Frühling und beim Regen viel Wasser, das aber hier nicht stagniert, sondern sich fortbewegt. Diese Eigenschaft des Oberflächenwassers ruft beim Wechsel zwischen regenlosen und Regentagen die charakteristiche Schwankug des Grundwasserniveaus der höheren Bruchwaldmoore hervor. Nur die fast

1) Markus, E. Die Grenzverschiebung des Waldes und des Moores usw. S. 107.

2) Otockij, P. Gruntovyja vody. II. Petersburg 1905.

horizontale Oberfläche der niederen Bruchwiese ist gewöhnlich mit Wasser bedeckt.

Grundelemente des zu besprechenden landschaftlichen Komplexes sind das Klima, der geologische Untergrund, das Relief und das anthropologische Element. Da aber das Klima und der geologische Untergrund in der ganzen Erlenbruchmulde denselben Charakter tragen, so wird die Verbreitung der einzelnen Glieder der Erlenbruchmulde durch die zwei anderen Elemente bedingt. Die niedere Bruchwiese nimmt, wie oben erwähnt, den niedrigsten Teil der Erlenbruchmulde ein, hat eine fast horizontale Oberfläche (Gefälle 1/400), stellt eine 15—25 cm tiefe flache Wanne dar, ist durch einen kleinen Graben mit dem echten Moor von Lauge verbunden und hat fast immer reichliches Wasser. Das niedere Bruchwaldmoor umgibt ein höheres Bruchwaldmoor, das die geneigten Teile der Bruchmulde umfasst und worin das Grundwasser im Sommer in bestimmter Tiefe liegt. Das höhere Bruchwaldmoor steigt am südlichen Flügel der Erlenbruchmulde empor (relative Höhe $2^1/_2$ m), während seine obere Grenze am nördlichen Flügel nur eine unbedeutende relative Höhe erreicht (1 m): die Wassermenge eines Naturkomplexes hängt einerseits vom Gefälle der Erdoberfläche ab und andererseits von der Grösse des Areals, aus dem dieser Komplex sein Wasser erhält. Am nördlichen Flügel der Erlenbruchmulde hat das höhere Bruchwaldmoor ein ihm eigenes Gefälle von 1/80, das eine langsame Fortbewegung des Wassers im Komplex hervorruft. Der südliche Flügel der Erlenbruchmulde bildet einen Teil einer grossen, südlich von der Bruchmulde liegenden geneigten Fläche, aus der das höhere Bruchwaldmoor viel Wasser erhält, so dass infolgedessen letzteres sogar auf Erdflächen mit einem Gefälle von 1/30 bis 1/40 steigt. Das Podsolmoor liegt höher als das höhere Bruchwaldmoor oder umfasst kleine Aufwölbungen, die in das höhere Bruchwaldmoor eingedrungen sind. Das Podsolmoor, das höhere und das niedere Bruchwaldmoor bilden eine topographische Reihe[1]) von Naturkomplexen.

Diejenigen Stellen, wo Mähen stattfindet, bilden Wiese, andere Flächen — Wald.

Mithin besteht die beschriebene Erlenbruchmulde aus einer Gruppe bestimmter gemeinschaftlich auftretender Komplexindi-

1) Markus, E. Die Grenzverschiebung des Waldes und des Moores usw. S. 103.

viduen, hat ein bestimmtes Relief, bestimmte hydrologische Verhältnisse und bestimmte andere Elemente, und erscheint als ein deutlich abgrenzbarer landschaftlicher Komplex.

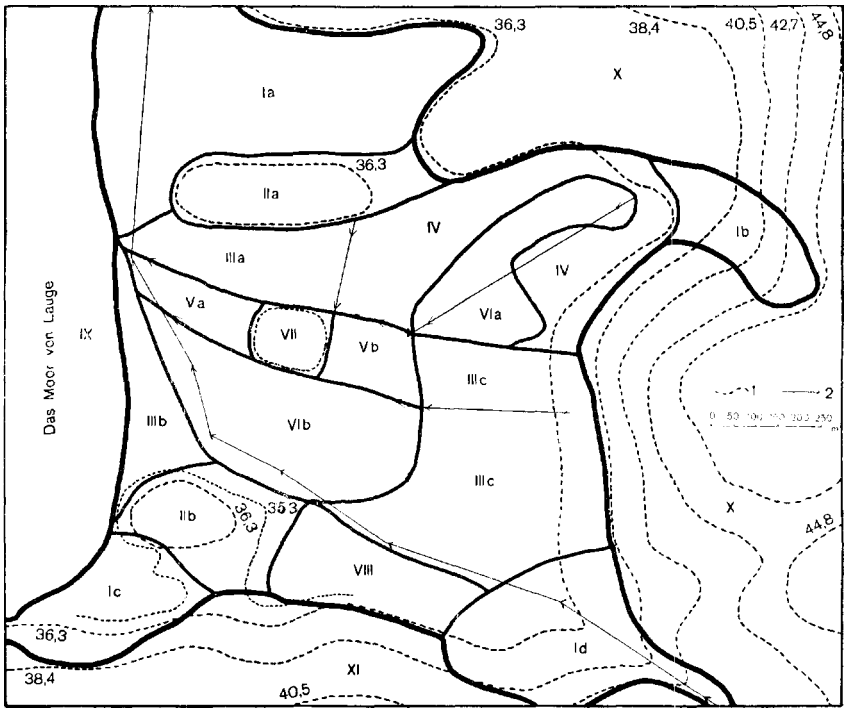
Um einen Typus übereinstimmender landschaftlicher Komplexe aufzustellen, muss man alle entsprechenden realen Objekte untersuchen und die konstanten Glieder[1]) eines idealen landschaftlichen Komplexes feststellen. In der südöstlichen Moorbucht von Lauge gibt es vier Erlenbruchmulden (Karte II): Matsi (I c), Sulaoja (I d), Alarannu (I b) und Ilmatsalu (I a). Sie alle enthalten höheren Bruchwald und höhere Bruchwiese, die ihre konstanten Glieder bilden, wobei die höhere Bruchwiese in ihnen am verbreitetsten ist und so ihr Hauptglied darstellt. Beide genannten höheren Bruchwaldmoore nehmen geneigte Teile der Mulden ein. Ausser ihnen kommen in den Erlenbruchmulden niederer Bruchwald, niedere Bruchwiese, Ackerland u. a. Komplexarten vor. In der Erlenbruchmulde von Ilmatsalu ist das Podsolmoor (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, schwarzbrauner Ortstein) verbreitet. Eine ideale Erlenbruchmulde charakterisiert sich ferner durch eine geneigte talförmige Vertiefung, durch in ihrem Untergrunde liegenden Lehm u. s. w.

Die Moorbucht als landschaftlicher Komplex.

Nach der Untersuchung der kleinsten landschaftlichen Komplexe werden landschaftliche Komplexe höherer Grössenordnung aufgestellt. Einen solchen Komplex stellt die Moorbucht von Lauge dar.

Nach ihrem Relief erscheint die Moorbucht von Lauge als ein breites und kurzes Muldental (Karte II). Es hat im Durchmesser 1—1,5 km. Die Talhänge gehen allmählich in die Talsohle über. Der südliche und der östliche Talhang haben ein bedeutendes Gefälle (1/50 und 1/35). Nach Norden erhebt sich das Muldental allmählich zu einem niedrigen Moränenhügel. Nach W ist das Muldental offen. Die Sohle des Muldentales ist breit, fast eben und kaum bemerkbar nach W geneigt (Gefälle 1/900). In das Muldental dringen zwei niedrige, mehr oder weniger

1) Markus, E. Kameslandschaften Estlands. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. Bd. 82. H. 1 und 7. S. 430.



Karte II. Südöstliche Moorbucht von Lauge.

1. Isohypsen (die Zahlen zeigen die Höhe über dem Meeresniveau in Metern).
2. Richtung des Wassers in den Gräben. Nord oben.

Landschaftliche Komplexe der Moorbucht:

I. Erlenbruchmulden (a. Ilmatsalu, b. Alarannu, c. Matsi, d. Sulaoja).
II. Flacher Espenwall.

Dräniertes Niedermoor:

III. Wiese.
IV. Weide.
V. Torfgruben.
VI. Wald.

VII. Erlenbuckel.
VIII. Echtes Niedermoor.

Umgebung der Moorbucht:

IX. Echtes Moor von Lauge.
X. Ackerland.
XI. Espenwald.

wallähnliche Erhebungen ein (Höhe $1^1/_2$—2 m), zwischen denen eine kleine buckelähnliche Aufwölbung liegt (Höhe $^1/_2$—1 m).

Das charakteristische Glied der Moorbucht ist das dränierte Niedermoor. Es nimmt den zentralen Teil — die breite Sohle des Muldentales — ein. Sein Areal ist gross: es bedeckt fast $^3/_5$ der Moorbucht.

Wie oben erwähnt, besteht die Grundart des dränierten Niedermoores — der Wald — aus einem jungen Birkenwald und einem Boden, gebildet von einem oberen verwesten Horizont, dem Seggentorf und dem Gleyhorizont. Dabei war das Muldental früher von einem ruhenden Niedermoor bedeckt. Infolge der negativen Grenzverschiebung zwischen Wald und Moor bedeckte sich der Seggentorf mit einem verwesten Bodenhorizont. Aus dem Walde entstanden später andere Arten des dränierten Niedermoores: durch Mähen entsteht Wiese, durch Weiden — Weide, durch Beackerung — Ackerland. Ausserdem sind im Gebiet des Niedermoores Torfgruben angelegt worden.

So ist das Niedermoor eng mit dem Charakter der Sohle verbunden. Andere Naturkomplexe entstehen da, wo es spezielle Existenzbedingungen dafür gibt. Geneigte Mulden beherbergen höhere Bruchwaldmoore, die auch niedrigere Aufwölbungen in sich schliessen. Die $1^1/_2$—2 m hohen Aufwölbungen sind mit Gliedern eines Espenwaldes bedeckt.

Der landschaftliche Komplex der Moorbucht von Lauge besteht aus einer Anzahl kleinerer landschaftlicher Komplexe. Dies sind geneigte Erlenbruchmulden (Karte II), ein niedriger Erlenbuckel (seine Bestandteile: ruhender höherer Bruchwald, schwach dränierter höherer Bruchwald, stark dränierte höhere Bruchweide), niedrige Espenwälle (lehmiger flacher Wald mit Espe, Birke und Fichte, sandiger flacher Wald, flaches Ackerland, schwach versumpftes Podsolmoor, Erlenbruchrinne), ruhendes Niedermoor und die aus dem dränierten Niedermoor entstandenen landschaftlichen Komplexe: der Komplex des Birkenwaldes z. B. enthält ausser dem Walde auch Baumwiesen, kleine Abschnitte von Wiesen, einen kleinen Erlenbuckel u. a. Der landschaftliche Komplex der Torfgruben besteht aus parallelen Landstreifen — den Rücken des dränierten Niedermoores und den zwischen den letzteren liegenden langgestrecken, 1—$1^1/_2$ m tiefen Torfgruben, die vom Wasser und

Carex rostrata, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* u. a. eingenommen sind.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Moorbucht von Lauge aus bestimmten gemeinschaftlich auftretenden Naturkomplexen besteht und dabei einen landschaftlichen Komplex höherer Grössenordnung darstellt. Die Entstehung dieses Komplexes als eines Ganzen wird durch sein topographisches Element bedingt: alle Glieder des beschriebenen landschaftlichen Komplexes gruppieren sich um das Muldental der Moorbucht. Die Verbreitung der einzelnen Glieder des landschaftlichen Komplexes aber wird durch die speziellen Eigenschaften seines Reliefs (Niedermoor in der Talsohle, höheres Bruchwaldmoor in einer geneigten Mulde usw.) und des anthropologischen Elements (Mähen, Ausholzen) sowie durch die Genesis dieser Glieder erklärt.

Die Moorbuchten sind in Estland sehr verbreitet, und ihre Untersuchung wird die Aufstellung von Typen entsprechender landschaftlicher Komplexe ermöglichen.

Die Moorbucht von Lauge bildet einen Teil eines noch grösseren landschaftlichen Komplexes. Das ist das Moor von Lauge, das 7—8 km im Durchmesser hat und im Transgressionsgebiet des postglazialen Sees Võrtsjärv liegt[1]). Das Moor von Lauge gehört seinerseits dem landschaftlichen Komplex des Võrtsjärvbeckens (Transgressionsgebiet, Moore und nasse Wälder) an, das 40—50 km im Durchmesser hat.

Erweiterung des Begriffs „Landschaft".

Als Landschaften betrachtete man früher genügend grosse Abschnitte der Erdoberfläche. Im Jahre 1920 machte ich mir zur Aufgabe, „die kleinsten landschaftlichen Einheiten, die in sich homogen sind" festzustellen[2]). Auf solche Abschnitte der Erdoberfläche, die ungefähr 100 qm gross sind[3]), hat Passarge

1) Zur Mühlen, L. v. Zur Geologie und Hydrologie des Wirzjärw-Sees. Abhand. d. Preuss. Geol. Landesanst. N. F. H. 83. 1919.

2) Markus, E. Podzolistobolotnyje počvy srednej časti Kol'skogo poluostrova. Arbeiten der Kolaer wissenschaftlichen Expedition des Petersburger Geographischen Instituts. 1922. Bd. 2. S. 3—4.

3) Passarge, S. Wesen, Aufgaben und Grenzen der Landschaftskunde. H. Wagner-Gedächtnisschrift. Peterm. Mitteil. Ergänzungsh. Nr. 209. 1930. S. 35—36.

auf glückliche Weise den Begriff der Landschaft ausgedehnt und bezeichnet sie als landschaftliche Zwergräume.

Unter den Naturkomplexen nehmen die ozeanischen Komplexe[1]) Meere ein, während die Naturkomplexe des Festlandes von Teilen der Länder beherbergt werden. Deshalb ist es zweckmässig, die Bezeichnungen der letztgenannten Naturkomplexe vom Worte „Landschaft" abzuleiten.

Es gibt noch kein genügendes Tatsachenmaterial über das Verhältnis zwischen den bisher untersuchten Landschaften und den kleinsten Naturkomplexen. Doch scheint es mir, dass die Komplexindividuen und Komplexarten des Festlandes den landschaftlichen Zwergräumen entsprechen, die Erlenbruchmulde von Matsi — dem Landschaftsteil zweiter Grössenordnung, die südöstliche Moorbucht von Lauge — dem Landschaftsteil erster Grössenordnung, das Moor von Lauge — der Teillandschaft, das Võrtsjärvbecken — der Landschaft von Passarge.

1) Markus, E. Meerestypen. Meteorol. Zeitschr. 1930. Nr. 10.

ÜBER HERSTELLUNG MAKROSKOPISCHER THALLIUMKRISTALLE DURCH ELEKTROLYSE

VON

ALEKSANDRA SPRANTSMAN

TARTU 1933

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu, 1933.

In der vorliegenden Arbeit geschieht die Herstellung der Makrokristalle des Thalliums nach der Methode Foersters[1]), Sasaharas und Asaharas[2]). Als Elektrolyt wurde benutzt 500 cm^3 einer Thalliumsulfatlösung, welche durch Zusatz konzentrierter Schwefelsäure schwach angesäuert wurde. Die Anode bestand aus einer Platinplatte von (2×3) cm^2, welche gegenüber der kreisförmigen Kathode von 6 cm Durchmesser angebracht war. Die Kathode war aus elektrolytischem Kupferblech hergestellt und mit einer dünnen Paraffinschicht bedeckt, um das Ablösen der ausgefällten Thalliumkristalle zu erleichtern. Die Elektrolysen wurden unter verschiedenen Bedingungen ausgeführt. Untersucht wurde der Einfluss, welchen die Temperatur, die Stromstärke, die Konzentration der Thalliumsulfatlösung und vor allem das Produkt der freien Säure mit der Stromspannung auf die Form der Makrokristalle des Thalliums ausüben. Bei der Elektrolyse betrug die Stromdichte von 0,01 bis 0,10 Amp/dm^2 und die Stromspannung von 1,6 bis 3,2 Volt. Hierbei entstanden Kristalle bis zu 6,0 mm Durchmesser, somit von einem rund 4 mal grösseren Durchmesser als bei G. R. Levi[3]). Auf der Tafel sind die Kristalle in dreifacher Vergrösserung wiedergegeben.

Um die Einwirkung des Produkts der Säure mit der Stromspannung auf die Entstehung der Makrokristalle des Thalliums festzustellen, wurden 33 Elektrolysen ausgeführt, wobei das Produkt der freien Säure mit der Stromspannung sich zwischen 10,0 und 42,5 Gramm Volt/Liter bewegte. Bei der Analyse dieser Versuche zeigte es sich, dass bei 10,0 gr V/L das Thallium sich in Form feiner nadelförmiger Kristalle niederschlägt. Beim Anwachsen des Produkts wurde der Niederschlag grobkörniger; bei 16,2 gr V/L zeigen sich sowohl isoliert auftretende dünne, hexagonale Plättchen, als auch fadenförmige Gebilde aus solchen

[1]) F. Foerster, Z. anorg. Chemie 15 (1897) 71—74.

[2]) G. Asahara & T. Sasahara, Sci. Pap. Inst. Physic. Chem. Res., Tokyo, 5 (1926) 79—81.

[3]) G. R. Levi, Z. f. Physik 44 (1927) 606.

Plättchen. Beim weiteren Anwachsen des Produkts wächst auch der Durchmesser der isoliert auftretenden hexagonalen Plättchen. Bei 23,1 gr V/L beträgt der Durchmesser solcher hexagonalen Plättchen 6,0 mm. Bei weiterer Vergrösserung des Produkts verringert sich der Durchmesser, wobei die meisten hexagonalen Plättchen zu schuppenartigen Gebilden zusammentreten. Bei 28,1 gr V/L finden sich neben hexagonalen Plättchen auch einzelne nadelförmige Niederschläge; wird das Produkt noch weiter vergrössert, so findet man, abgesehen von einigen nicht völlig ausgebildeten hexagonalen Plättchen, nur noch zu Zweigen zusammengewachsene nadelförmige Kristalle. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass der Niederschlag die Nadelform bei 10,0 bis 18,0 gr V/L, die Form dünner hexagonaler Plättchen bei 22,0 bis 28,0 gr V/L annimmt; von 32,0 gr V/L ab wird der Niederschlag wieder nadelförmig.

Da die Versuche nicht in einem Thermostat vor sich gingen, war die Temperatur des Elektrolyts von Versuch zu Versuch verschieden: es betrug die niedrigste Temperatur 17° C, die höchste 21° C. Um den Einfluss der Temperatur zu veranschlagen, wurden nachträglich entsprechende Versuche ausgeführt. Aus diesen ergab sich, dass die erwähnten Temperaturunterschiede noch keinen merkbaren Einfluss auf die Form des Niederschlages ausüben. Die Temperatur ist nur dann mit in Betracht zu ziehen, wenn die Temperaturunterschiede bei den einzelnen Elektrolysen noch grösser sind. So z. B. vollzieht sich die Ausscheidung bei 5° C anders, als bei den obenangeführten Temperaturen.

Zur Klarstellung der Abhängigkeit der Form des Niederschlages von der Stromdichte wurden 6 Elektrolysen ausgeführt, wobei die Stromdichte von 0,01 bis 0,10 Amp/dm^2 variiert wurde, bei sonst gleichen Bedingungen. Wenn man das Ergebnis dieser Versuche mit den Ergebnissen der vorhergehenden Versuche für gleiche Werte des Produkts der freien Säure mit der Stromspannung vergleicht, so ergibt sich, dass die Stromdichte an und für sich die Art des Niederschlages nicht beeinflusst.

Zur Klärung der Beziehung zwischen der Konzentration der Lösung und der Form des Niederschlages wurden 15 Elektrolysen ausgeführt, wobei die Dauer jeder Elektrolyse 20 Stunden betrug. Die Versuche ergaben, dass mit der Verminderung

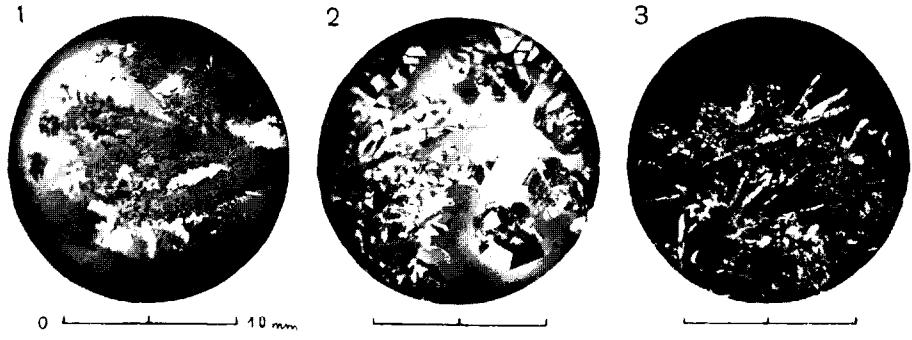
der Konzentration der Thalliumsulfatlösung die Grösse der Kristalle zunimmt.

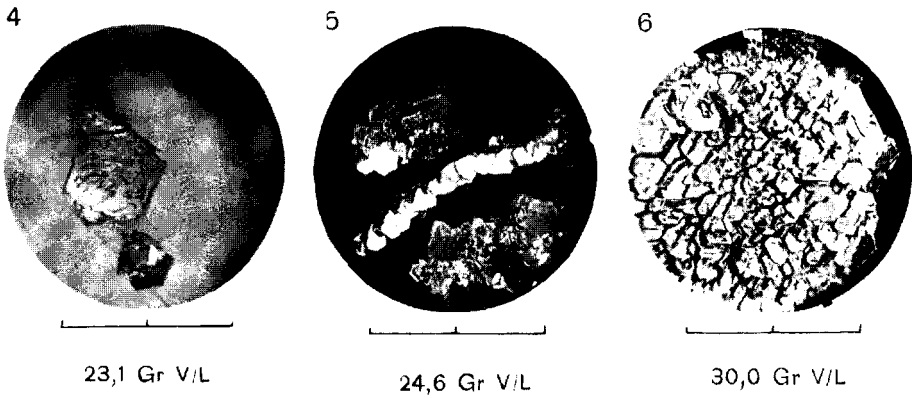
Zusammenfassend kann man sagen, dass die Form der Thalliumkristalle von der Konzentration der Thalliumsulfatlösung, von der Temperatur und von dem Produkt der freien Säure mit der Stromspannung beeinflusst wird, dagegen aber nicht von Veränderungen der Stromdichte im Bereiche von 0,01 bis 0,10 Amp/dm^2.

Die Anschaffung des Thalliumsulfats wurde ermöglicht durch eine Unterstützung seitens des „Eesti Kultuurkapital", die mir vom Herrn Dozenten Dr. H. Perlitz überlassen wurde.

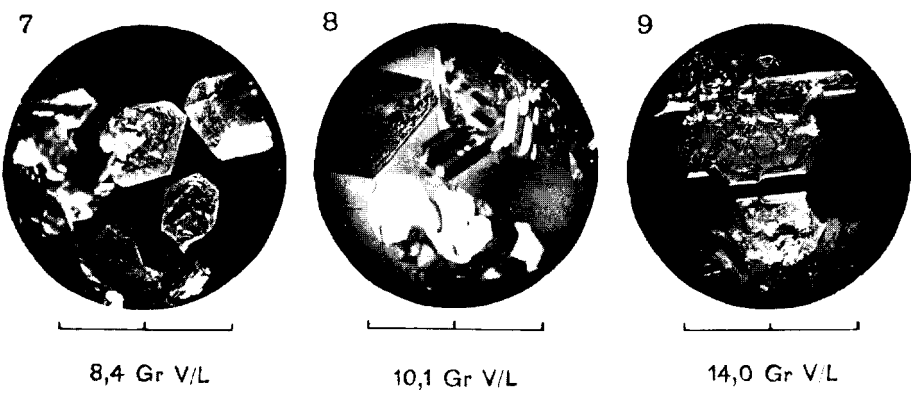
Physikalisches Institut der Universität Tartu.
20. Januar 1933.

Gesättigte Lösungen.





Ungesättigte Lösungen.
7.—16 gr/L, 8.—20 gr/L, 9.—30 gr/L.



Versuchstemperatur: 17°—21° C. (Vers. 6. bei 5° C.)
Stromdichte: 1. 2. 3. 4. 6. — 0,02 Amp/dm²; 5. — 0,10 Amp/dm²; 7. 8. 9. — 0,05 Amp/dm².

ÜBER PLECTAMBONITEN

VON

A. ÖPIK

MIT 12 TAFELN UND 17 ABBILDUNGEN IM TEXT

TARTU 1933

K. Mattiesens Buchdruckerei Ant.-Ges., Tartu, 1933.

Inhaltsverzeichnis.

		Seite
	Verzeichnis der Abbildungen im Text	4
	Literatur	5
	Einleitung	7
I.	Über neue oder wenig bekannte ostbaltische und estnische Plectambonitiden	9
	Fam. Plectambonitidae Kozłowski	9
	Subfam. Plectambonitinae Jones	11
	Gen. *Plectambonites*	11
	Plectambonites planissimus Pander (emend.)	12
	Plectambonites aranea n. sp.	14
	Plectambonites radiatus (Fr. Schmidt)	15
	Gen. *Plectella* Lamansky	16
	Plectella uncinata (Pander)	16
	Subfam. Ahtiellinae nov.	19
	Gen. *Ahtiella* Öpik	19
	Ahtiella baltica	19
	Ahtiella arenaria n. sp.	19
	Inversella n. gen.	21
	Inversella borealis n. sp.	23
	Inversella angulata n. sp.	23
	Subfam. Leptestiinae nov.	24
	Gen. *Palaeostrophomena* Holtedahl (emend.)	24
	Palaeostrophomena concava (Fr. Schmidt)	25
	Gen. *Leptelloidea* Jones	30
	Leptelloidea leptelloides (H. Bekker)	32
	Leptelloidea musca Öpik	34
	Gen. *Sampo* n. gen.	35
	Sampo hiiuensis n. sp.	36
II.	Über einige Plectambonitiden aus Norwegen	42
	Leangella n. gen.	42
	Leangella triangularis Holtedahl	42
	Subfam. Sowerbyellinae Öpik	48
	Gen. *Chonetoidea* O. T. Jones	51
	Chonetoidea iduna n. sp.	52
	Aegiria n. gen.	55
	Aegiria norvegica n. sp.	55
III.	Über den Zusammenhang von Aussenskulptur und Gefässkanälen bei Brachiopoden	59
	Tafeln	67

Verzeichnis der Abbildungen im Text.

Seite.

1. Innenbau der Brachialschale von *Plectambonites planissmus* 12
2. Zwei Schnitte durch den Anker von *Plectambonites aranea* 15
3. Schlossrand und Anker der Brachialschale von *Plectambonites radiatus* 16
4. *Palaeostrophomena concava*, schematisch dargestellt 27
5. Querschnitt durch ein ganzes Exemplar von *Leptelloidea leptelloides* 31
6. Restaurierte Schemata zu *Sampo hiiuensis* 37
7. Radialer Schnitt durch *Leangella triangularis* 44

7a. Areaansicht von *Leangella triangularis* 47

8. Querschnitt durch eine ganze Schale von *Leptelloidea (Leangella) segmentum* 47
9. *Sowerbyella* „n. sp. aff. *sericea*“ 50
10. *Chonetoidea iduna* n. sp. 53
11. Horizontaler Schliff durch eine Brachialschale der *Aegiria norvegica* 56
12. Das Gefässnetz von *Orthis (Cyrtonotella) kukersiana* 60
13. *Rafinesquina dorsata* Bekker 63
14. *Leptelloidea leptelloides* 72
15. *Leptelloidea musca* 73
16. *Sampo hiiuensis* 74
17. *Leangella triangularis* 76

Literatur.

(1). O. Holtedahl „The Strophomenidae of the Kristiania Region", Videnskapsselskapets Skrifter I, Mat.-Nat. Klasse, 1915, No. 12. Kristiania 1916.

(2). A. Öpik „Über die Plectellinen", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu, No. 28 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XXIII. 3. Tartu 1932.

(3). Chr. H. Pander „Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches". St. Petersb. 1830.

(4). A. Öpik „Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe", Publ. of the Geol. Instit. of the University of Tartu, No. 20 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XVII. 1. Tartu 1930.

(5). Ch. Schuchert and G. A. Cooper „Brachiopod Genera of the Suborders Orthoidea and Pentameroidea", Memoirs of the Peabody Museum, vol. 4, part 1. New Haven, Conn. 1932.

(6). Ch. Schuchert and G. A. Cooper „Synopsis of the Brachiopod Genera etc.", American Journal of Science, vol. 22. 1931.

(7). Hall and Clarke „An Introduction to the Study of the Genera of Palaeozoic Brachiopoda". Albany, N. Y. 1892.

(8). Ch. Schuchert and Clara M. Levene „Brachiopoda" in Fossilium Catalogus, pars 42. Berlin 10 VIII 1929.

(9). W. Lamansky „Die ältesten silurischen Schichten Russlands", Mém. du Comité Géol., N. S. livr. 20. St.-Pét. 1905.

(10). R. Kozlowski „Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie Polonaise", Palaentologia Polonica, t. I. Warszawa 1929.

(11). C. Gagel „Die Brachiopoden der cambrischen und silurischen Geschiebe etc.", Beiträge zur Naturkunde Preussens. Königsberg 1890.

(12). Fr. Schmidt „Untersuchungen über die silurische Formation von Estland etc.", Archiv für Naturkunde 1858. Dorpat.

(13). E. v. Eichwald „Lethaea Rossica", vol. I: Ancienne période. Stuttgart 1855—1860.

(14). H. Bekker „A New Brachiopod *(Leptestia)* from the Kuckers Stage in Estonia", Geol. Magazine, vol. 59. 1922.

(15). F. R. C. Reed „The Ordovician and Silurian Brachiopoda of the Girvan District", Transactions of the Royal Society of Edinburgh, vol. 51, part 4 (No. 26).

(16). O. T. Jones „Plectambonites and Some Allied Genera", Mem. of the Geol. Survey of Great Britain, vol. 1, part 5. London 1928.

(17). W. Paeckelmann „Die Fauna des deutschen Unterkarbons II". Berlin 1931.

(18). J. Kjær „Das Obersilur im Kristianiagebiete", Skrifter utgivne af Videnskabs-Selskabet i Christiania 1906.

(19). G. A. Cooper „New Species from the Upper Ordovician of Percé". American Journal of Science, vol. 20, Oct. and Nov. 1930.

(20). S. Kutorga „Ueber das silurische und devonische Schichtensystem von Gatschina". Verhandl. der Kais.-Russ. Mineral. Gesellschaft zu St. Petersburg 1846.

(21). Th. Davidson „British Fossil Brachiopoda", vol. I. London 1854.

(22). F. R. C. Reed „New Fossils from the Haverfordwest District IV", Geol. Magazine, dec. 5, vol. 2, S. 444.

(23). J. Barrande „Système Silurien etc.", vol. V (Brachiopoda). 1879.

(24). A. v. d. Pahlen „Monographie der baltisch-silurischen Arten der Brachiopodengattung *Orthisina*", Mém. de l'Acad. de St.-Pét. 1877.

(25). E. D. McEwan „A Study of the Brachiopod Genus *Platystrophia*". Washington 1929.

(26). B. B. Bancroft „On the Notational Representation of the Rib-system in *Orthacea*", Mem. and Proc. of the Manchester Lit. & Phil. Society, vol. 72. 1928.

(27). B. B. Bancroft „Some New Genera and Species of Strophomenacea etc.", ibid., vol. 73. 1929.

(28). S. S. Buckman „Brachiopod Morphology etc.", Quarterly Journal, vol. 63. 1907.

(29). A. Öpik „Beiträge zur Kenntnis der Kukruse- (C_2-) Stufe in Eesti II", Publ. of the Geol. Instit. of the Univ. of Tartu, No. 10 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XII. 3. Tartu 1927.

(30). Ch. D. Walcott „Cambrian Brachiopoda", U. S. Geol. Survey Monographs, vol. 51. 1912.

(31). A. Mickwitz „Über die Brachiopodengattung *Obolus* Eichw.", Mém. de L'Acad. de St.-Pét. 1896.

Einleitung.

Der Verfasser veröffentlichte vor kurzem eine Schrift über die Plectellinen, in welcher die Vertreter dieser Unterfamilie beschrieben und ihre Stellung unter den Protremata diskutiert wurde. Als Fortsetzung jener Abhandlung entstand die vorliegende, in welcher die „Plectamboniten" behandelt werden: gab es doch unter ihnen eine Reihe wenig bekannter oder unbeschriebener Gattungen und Arten. In erster Linie war es der echte Pander'sche *Plectambonites*, über dessen Natur man mehr als 100 Jahre lang sehr wenig gewusst hat, es galt aber diese Gattung als Typus der Familie und Unterfamilie. Nun hat sich endlich *Plectambonites* als ein Glied der Plectellinae entpuppt. Ferner werden die Originale zu *Palaeostrophomena concava* Fr. Schmidt abgebildet und beschrieben. Die damit verknüpften nomenklatorischen Fragen werden gemäss den freundlichen Ratschlägen des Herrn Prof. Dr. R. Richter (Frankfurt a. Main) und im Einverständnis mit Herrn Prof. Dr. O. Holtedahl (Oslo) so gelöst, dass der Name *Palaeostrophomena concava* auf die Art Fr. Schmidt's beschränkt wird, — entsprechend der Bestimmung des Genotypus von *Palaeostrophomena* bei Holtedahl (*1*). Daher wird hier vom Verfasser die andere Form, welche von Holtedahl ebenfalls unter *Palaeostrophomena concava* gestellt und von A. Ö. (*2*) als solche neu beschrieben worden ist, *Inversella* genannt.

Ferner werden die Leptelloideen einer Prüfung unterworfen, wobei zwei neue Gattungen, *Sampo* (mit gezahntem Schlossrand) und *Leangella*, aufgestellt werden. Ausserdem wird die dritte (resp. vierte) Unterfamilie der Plectambonitiden gestreift — die Sowerbyellinae, wobei die Organisation der *Chonetoidea* geklärt wird. Hierzu erhielt der Verfasser Material aus den Sammlungen des Geol. Mus. Oslo — dank der Freundlichkeit

und Liberalität des Herrn Prof. Dr. O. Holtedahl und des Konservators Dr. A. Heinz. Ein Teil des Materials wurde vom Verfasser auch im Felde gesammelt. Bei dieser Gelegenheit soll auch mit Dank der Gastfreundschaft und Liebenswürdigkeit gedacht werden, welche dem Verfasser im Sommer 1932 in Asker von seiten der Frau M. Næss und des Herrn und der Frau Dr. J. Næss zuteil geworden ist.

I. Über neue oder wenig bekannte ostbaltische und estnische Plectambonitiden.

Fam. Plectambonitidae Kozłowski 1929 (emend. A. Ö. 1930; nov. emend.).

Die weiter unten folgende neue Beschreibung der Gattung *Plectambonites* Pander (*3*) hat eine Umgruppierung der Plectambonitidengattungen erforderlich gemacht. Es hat sich nämlich erwiesen, dass *Plectambonites planissimus* (Genotyp) dennoch einen *Plectella*- und *Ingria*-artigen Anker besitzt, welcher aus einem mit dem Chilidium nicht verschmolzenen Schlossfortsatz besteht. Ausserdem ist der ganze Innenplan von *Plectambonites Ingria*-artig ausgebildet. Deshalb gehört naturgemäss auch *Plectambonites* in die Unterfamilie der Plectellinen [in der Auffassung von A. Ö. 1930 (*4*)] hinein. Da aber der Name Plectambonitinae O. T. Jones 1928 die Priorität hat, müssen die Plectellinae als Synonym der ersteren betrachtet werden. Die Subfam. Plectambonitinae besteht also jetzt aus den bisherigen Plectellinae + *Plectambonites*. Die Diagnose dieser Unterfamilie bleibt dieselbe, wie sie von uns 1930 (op. cit. *4*), S. 55 und 1932 (*2*), S. 44—47 gegeben worden ist. Die Hauptgattung dieser Unterfamilie, der *Plectambonites*, kann unmittelbar von *Ingria* abgeleitet werden, da *Plectambonites* als eine normal gewölbte *Ingria* bezeichnet werden kann.

Der zweiten Unterfamilie der Plectambonitiden, welche früher als Plectambonitinae bezeichnet wurde, soll ein neuer Name gegeben werden. Wir schlagen vor Leptestiinae nov. subfam., mit den Gattungen *Leptestia* (Typus), *Leptoptilum*, *Leptella*, *Leptelloidea*, *Sampo* nov., *Leangella* nov. und *Palaeostrophomena*. Die Diagnose bleibt unverändert dieselbe, wie sie von uns in betreff der Plectambonitinae [A. Ö. (*4*), S. 58] früher gegeben worden ist.

Durch die Vereinigung der Plectellinen mit *Plectambonites* s. str. ist der Gegensatz der Plectambonitinae (emend. nov.) zu den Leptestiinae nov. subf. vertieft worden. Dabei bilden die drei Gattungen *Plectambonites*, *Plectella* und *Ingria* eine homogene Gruppe, deren Glieder die besonders charakteristischen Septen, die x-Platte der Pedikelschale und, in zweiter Linie, den gezahnten Schlossrand besitzen. Die andere Gruppe, mit glattem Schlossrand, kräftigen Schlosszähnen, mit ausgeprägten Diaphragmata und strophomenidenartiger Skulptur, umfassend die Gattungen *Ahtiella*, *Ukoa* und *Inversella*, kann jetzt als besondere Unterfamilie — als die Ahtiellinae nov. — von den übrigen Arten getrennt werden. Durch diese, z.T. nomenklatorischen Abänderungen im System der Plektambonitiden werden die von A. Ö. (2), S. 49 gegebenen phylogenetischen Linien wenig geändert: *Plectambonites* ist als zweifelloses Derivat von *Ingria* anzusehen und *Ukoa* muss in die Nachbarschaft der *Ahtiella* versetzt werden.

Die *Leptestiinae* scheinen ebenfalls aus zwei besonderen Gruppen zusammengesetzt zu sein (*Leptestia* und *Palaeostrophomena* einerseits und *Leptelloidea* s. lato anderseits). Aber wichtige Glieder dieser Reihen — die *Leptella sordida*, „*Leptella*“ *pseudoretroflexa* Reed, *Rafinesquina cf. cratera* Salter u.a. — sind noch zu wenig bekannt, und es wäre verfrüht ohne sie eine weitere Gliederung der *Leptestiinae* zu unternehmen.

Ausserdem scheinen auch einige von Schuchert & Cooper (5) als Orthoidea bezeichnete Brachiopoden von Plectambonitennatur zu sein. So hat die *Taffia planoconvexa* Butts, wie sie op. cit. (5), Pl. 16, Fig. 11 abgebildet ist, starke, spitze, strophomenoide Warzen auf der Innenfläche und einen Anker mit Chilidium und einfachem Schlossfortsatz. Auch *Pomatotrema grandaeva* scheint plektellinenartig gebaut zu sein. In jener Arbeit (5), welche für die Brachiopodenkunde von epochemachender Bedeutung ist, wird die „*Palaeostrophomena*“ (jetzt *Inversella* n. gen.) unter die Dinorthiden gestellt, während die anderen Plectellinen als Glitambonitiden angesehen werden. Dieser von Schuchert & Cooper (6) schon früher (1931) vertretenen Auffassung wurde in der Abhandlung über die Plectellinen [A. Ö. (2)] entgegengetreten. Es wurden die Plectellinen resp. Plectambonitiden dort als Strophomenacea angesehen, und diese Stellung soll auch hier, entgegen Schuchert & Cooper, bestehen bleiben.

Subfam. Plectambonitinae O. T. Jones (emend. nov.).

Gen. *Plectambonites* Pander 1830, emend. nov.

Diese Pander'sche Gattung wurde bei A. Öpik (*4*) neu beschrieben, doch vorwiegend auf Grund des *Plectambonites radiatus* Fr. Schmidt, welche Art die jüngste bekannte dieser Gattung ist. Die zum Vergleich herangezogenen Exemplare des *Plectambonites planissimus* wurden damals nicht abgebildet, weil sie nicht zur Fauna der Kukrusestufe [op. cit. (*4*)] gehören. Nun sollen hier diese Stücke abgebildet und eingehend beschrieben werden.

Als Genotyp der Gattung gilt *Plectambonites planissimus* Pander (*3*) [Hall & Clarke (*7*), S. 296; Schuchert & Levene (*8*); A. Öpik (*4*)], aus dem Unterordovizium (C_1) von Pawlowsk in der Umgebung von Leningrad. Auf der Beschreibung dieser Art bei Pander (*3*), S. 90 und auf den entsprechenden Abbildungen muss die Gattungsdiagnose allein basiert werden; denn die Gattung *Plectambonites* im ursprünglichen Sinne Pander's umfasst zahlreiche Gattungen, welche gegenwärtig verschiedenen Familien angehören.

In der von A. Öpik (*4*), S. 120 gegebenen Gattungsdiagnose konnte, wegen mangelhaften Materials, der Innenbau noch nicht berücksichtigt werden: „Das Innere ist noch wenig bekannt. Das Wesentliche ist, dass der Schlosszahn einfach und mit den Crura nicht verwachsen ist. Sein Durchschnitt und Bau gleicht dem der *Leptelloidea* und *Leptestia*".

Dasselbe Material, welches damals dem Verf. vorlag, wurde inzwischen weiter präpariert, wobei das Innere der Pedikelschale Taf. III, Fig. 2, wenn auch nur fragmentarisch, freigelegt werden konnte. Ihre auffallende Übereinstimmung mit dem ventralen Bauplan der *Ingria* [vergl. A. Öpik (*2*)] liess eine ähnliche Übereinstimmung der Dorsalschalen vermuten. Daher wurde an dem anderen, übriggebliebenen Exemplar des *Plectambonites planissimus* (Taf. I, Fig. 4—5) die Brachialschale, nachdem sie photographiert worden war, mit starker HCl-Säure behandelt und mit Öl überzogen. Das so erhaltene, z. T. durchsichtige Präparat ergab ebenfalls einen *Ingria*-artigen Innenbau, wie er in Textabb. 1 schematisch dargestellt ist. Schliesslich wurde noch bei demselben Exemplar das Chilidium entfernt und der einfache Schlossfortsatz freigelegt. Die Ergebnisse sind unten, unter *Plect-*

ambonites planissimus, dargestellt. Aber diese neuen Tatsachen erfordern eine Ergänzung der Gattungsdiagnose, welche jetzt folgendermassen zusammengefasst werden kann: Die Schale rafinesquinenartig, also normal gewölbt und deutlich gekniet. Die Scheibe ist flach oder flach gewölbt; die Areas beider Klappen sind flach und bilden miteinander einen mehr oder weniger stumpfen Winkel. Das schmale Delthyrium und das ebenfalls schmale Notothyrium sind ganz durch die konvexe *A*-Platte und das Chilidium verdeckt. Schlossfortsatz einfach, aufrecht und mit dem Chilidium und den Crura nicht verschmolzen. Schlossrand gezahnt. In der Pedikelschale sind Zahnstützen, Seitensepten und eine

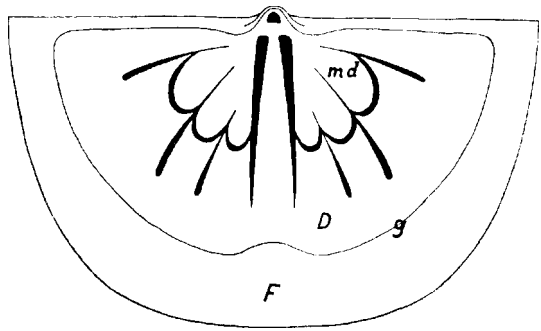


Abb. 1. Innenbau der Brachialschale von *Plectambonites planissimus* Pander, schematisch nach dem Exemplar Taf. I, Fig. 4—5. md — Muskelnarben; D — Scheibe; F — Schleppe; G — Knierand. Vergr. ca × 6.

flache Mittelplatte (resp. Septum) vorhanden; das fächerartige Muskelfeld der Brachialschale wird vorne durch Seitensepten zerschnitten; ausserdem sind ein Paar Mittelsepten vorhanden. Die Skulptur besteht aus wenigen, durch Einschaltung sich vermehrenden Hauptstrahlen und einer feinen konzentrischen Riefung, welche sich z. T. in konzentrische Höckerreihen auflöst.

***Plectambonites planissimus* Pander** (emend. nov.).

Taf. I, Fig. 4—6; Taf. III, Fig. 2; Textabb. 1.

Holotyp: Pander (*3*), Taf. XIX, Fig. 1a—1c.

Solange aber nun das Pander'sche Exemplar nicht identifiziert und revidiert worden ist, soll als Neotyp (Neolectotyp) die hier abgebildete ganze Schale (Taf. I, Fig. 4—6) dienen. Sie stammt aus der Umgebung von Leningrad, aus Pawlowsk

an der Slawjanka, also aus einer der Pander'schen Lokalitäten, und ist dort von Grewingk gefunden worden. Näheres über die typische Lokalität wird von Pander leider nicht angegeben. Die Aufstellung eines Ersatztypus ist notwendig, weil die Pander'schen Originale [vergl. bei A. Ö. (*4*), S. 119], wie es scheint, leider nicht mehr existieren.

Die Zugehörigkeit des abgebildeten Stückes zur Pander'schen Art *planissimus* geht aus der fast gleichen Zahl der Radialstreifen hervor und aus den flachen, im stumpfen Winkel zusammenlaufenden Areas [vergl. hierzu A. Ö. (*4*), S. 117—121].

Nach den Abbildungen des *planissimus* bei Pander zu urteilen, war sein Exemplar etwas grösser als das unsrige, aber unvollständig, da die Schalenränder z. T. abgebrochen zu sein scheinen. Diese Abbildungen geben ausserdem zu wenig Einzelheiten wieder, und die Beschreibung der Art bei Pander („Die flachste von allen. Querdurchmesser wenig länger als der Längendurchmesser. Untere Schale nicht sehr stark concav. Zwölf ganz flache, weit auseinander strahlende Streifen") ist, wie alle seine Beschreibungen, mehr als lakonisch[1]).

Das bei uns als Ersatztypus abgebildete Exemplar ist 13,4 mm breit und 9,5 mm lang. Die Scheibe und Schleppe sind bei der Pedikelschale deutlich ausgebildet, der Kniewinkel ist stumpf. Die Scheibe selbst ist 11,8 mm lang und schwach gewölbt. Bei der Brachialschale ist äusserlich das Knie mehr gerundet. Beide Areas sind flach, die der Pedikelschale ist doppelt so hoch als die der brachialen. Die *A*-Öffnung ist durch das Pseudodeltidium geschlossen, und der Wirbel trägt ein apikales, strophomenoides Foramen. Das Notothyrium [Schuchert & Cooper (*5*)] ist durch das Chilidium verschlossen. Die Skulptur besteht, wie beim Pander'schen Original, aus 12 abgerundeten radialen Streifen, von denen nur 5 primär sind. Die anderen Strahlen schalten sich später ein. Mit blossem Auge ist die feinere Zwischenskulptur kaum zu erfassen. Die Zwischenräume der Hauptstrahlen sind durch quer laufende Reihen feiner Höckerchen ausgefüllt, welche am Scheibenrande, wo die sekundären Hauptstrahlen einsetzen, sich z. T. in radiale Reihen umordnen (Taf. I, Fig. 6). Am Rande der Schale endlich wandeln sich die Höcker-

1) Der Grund dafür liegt wohl darin, dass die „Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches" „auf Kosten des Verfassers" (Titelblatt) erschienen.

reihen z. T. in Querstriche um. Diese eigenartige Höckerskulptur wurde früher als „Retikulation" bezeichnet [A. Ö. (*4*), S. 121]. Am besten ist die *Plectambonites*-Skulptur mit einem bestaubten Spinngewebe zu vergleichen.

Der Innenbau der Pedikelschale ist Taf. III, Fig. 2 gegeben. Die Schlosszähne sind, wie bei *Ingria*, *Palaeostrophomena* und *Leptelloidea*, doppelt; dabei ist der Schlossrand nicht glatt, sondern gezahnt, was lebhaft an *Ingria* erinnert. Die Muskelnarben sind kurz und ungegliedert. Seitlich werden sie von Zahnstützen (o) und flachen Seitensepten begrenzt. In der Mittellinie ist noch ein drittes, flaches Septum vorhanden (x), welches der x-Platte bei *Ingria* [A. Ö. (*2*), S. 26, Textabb. 2] entspricht. Die Scheibe ist von der Schleppe durch eine wallartige Verdickung (g) abgetrennt.

Der Innenbau der Brachialschale ist am Ersatztypus ermittelt und Textabb. 1 schematisch dargestellt. Der Schlossfortsatz ist einfach und frei vom Chilidium, also nicht mit diesem verschmolzen, wie früher (*4*) angenommen wurde. Die Ausbildung der Muskelnarben und der Seitensepten erinnert ganz an *Ingria*. Bei *Ingria* ist das Mittelseptum gegabelt, hier aber scheint ein Mittelseptenpaar ausgebildet zu sein. Die Ähnlichkeit der *Ingria* und des *Plectambonites* untereinander liegt ausser Zweifel, aber zweifellos ist auch die Selbständigkeit beider Gattungen, da *Ingria* invers, *Plectambonites* aber normal gewölbt erscheint. Die Unterschiede der *Plectella* vom *Plectambonites* sollen unten, unter *Plectella*, diskutiert werden.

Plectambonites planissimus kommt vor in C_1 (Tallinna- resp. Reval-Stufe) der Umgebung von Leningrad.

Plectambonites aranea n. sp.

Taf. I, Fig. 1—3; Textabb. 2.

Holotyp: die abgebildete Schale, Mus. Univers. Tartu, Koll. K. Grewingk, aus C_1 der Umgebung von Leningrad. Es ist die dritte der *Plectambonites*-Schalen, welche dazu gedient hat, zum erstenmal diese Gattung [A. Ö. (*4*)] von neuem zu beschreiben.

Diese Art unterscheidet sich von *planissimus* durch eine geringere Zahl der Hauptstreifen (6 gegen 12) (resp. sehr späte Einschaltung sekundärer Streifen) und durch die relativ gleichmässige Wölbung der Pedikelschale, welche ein nur ganz undeut-

liches Knie aufweist. Dieselben Unterschiede bestehen gegenüber dem *Plect. crassus* Pander. *Plectambonites radiatus* Schmidt ist grösser, stark gekniet und hat keine Chagrinskulptur.

Die vorliegende Schale ist 20 mm breit und 16 mm lang. Die Scheibe und die Schleppe sind äusserlich undeutlich ausgebildet.

Die Ecken der Schale sind spitzwinklig und etwas geflügelt. Die Areas sind flach, der Areawinkel sehr stumpf, die Pedikelarea ist doppelt so hoch wie die brachiale. Die *A*-Platte und das Chilidium verdecken ganz die Öffnungen der Area. Die Hauptstrahlen liegen auf wellenartigen, radialen Erhöhungen der Schale. Die Feinskulptur besteht aus konzentrisch geordneten

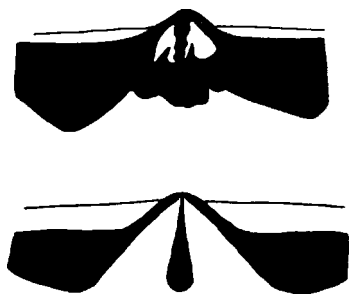


Abb. 2. Zwei Schnitte durch den Anker von *Plectambonites aranea*, ca × 10. Unten geht der Schliff durch den Rand des Chilidiums, oben — fast durch die Basis des Schlossfortsatzes.

Höckerreihen, welche z. T. zu Querstrichen verschmelzen. Es ist auch ein apikales Pedikelforamen vorhanden.

Der Bau des Ankers wurde an demselben Exemplar durch Anschleifen (Textabb. 2) ermittelt. Der einfache Schlossfortsatz ist vorne mit dem Chilidium verwachsen (nicht aber verschmolzen). Ausserdem scheinen auch schwache Nebenzapfen des Schlossfortsatzes vorhanden zu sein.

Plectambonites radiatus (Fr. Schmidt).

Textabb. 3.

1930. A. Öpik op. cit. (4). Literatur ebenda.

An der Brachialschale, welche bei A. Ö. (4), Taf. VII, Fig. 83 abgebildet ist, wurde eine weitere Präparation am Anker unternommen.

Es erwies sich, dass der aufrechte, vorne dreiteilige Schlossfortsatz auch hier nicht mit dem Chilidium verwachsen ist,

sondern frei von diesem bleibt. Unklar ist der Bau der Cruralzähne und des übrigen Inneren. Der Schlossrand trägt Alveolen, denen ventrale Zähne entsprechen müssen. In der Pedikelschale sind ebenfalls relativ starke Seitensepten vorhanden. Ob eine x-Platte, resp. ein Mittelseptum besteht, ist nicht festzustellen.

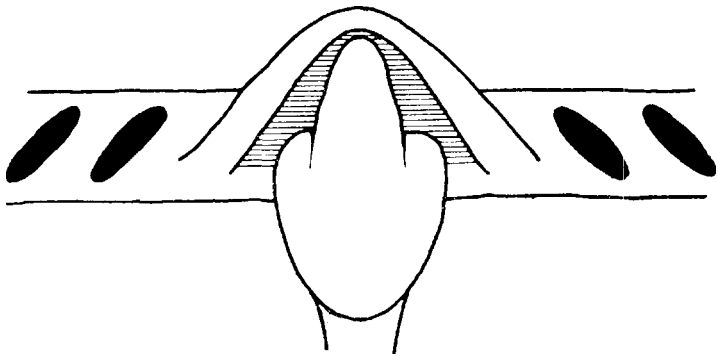


Abb. 3. Schlossrand und Anker der Brachialschale von *Plectambonites radiatus* (Schmidt), ca × 20.

Gen. *Plectella* Lamansky.

Plectella uncinata (Pander).

Taf. IV, Fig. 2—5.

1932. A. Öpik „Über die Plectellinen", Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu, No. 28; dasselbe in Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XXIII. 3. Ältere Literatur ebenda.

Unsere Kenntnisse von dieser wichtigen Musterart der *Plectella* beruhen im wesentlichen auf der Beschreibung und den Abbildungen bei Lamansky (*9*). Einige Ergänzungen sind bei A. Öpik (1932) gegeben worden. Den Innenbau finden wir in den leider etwas schematisierten Zeichnungen bei Lamansky, und als Ergänzung zu diesen können hier die Innenflächen zweier Pedikel- und zweier Brachialschalen vorgelegt werden.

Das Material stammt aus dem Unterordovizium Estlands, aus Mäeküla, 9 km westlich von Tallinn. Es sind dies die $B_{I\beta}$-Schichten Lamansky's (*9*), welche wir als Zone mit *Cyrtometopus primigenus* (*4*) oder als Mäeküla-Schichten (*2*) bezeichneten. Es ist die oberste Zone des ostbaltischen Tremadoc. Das Gestein ist ein kalkhaltiger, toniger, sehr glaukonitreicher Sandstein, in welchem aber die Fossilien sehr schlecht erhalten sind.

Man kann sie ziemlich leicht auspräparieren, doch sind die Skulptur und die feineren Einzelheiten des Innenbaues kaum erhalten. Die Schalensubstanz ist ganz umkristallisiert, so dass von der organischen, ursprünglich faserigen und gewarzten Struktur gar nichts mehr zu erkennen ist. Die Sand- und Glaukonitkörner dringen z. T. in die Schalensubstanz ein, und ihre Abdrücke bedecken wie Pockennarben allseitig die Fossilien.

Im allgemeinen stimmt der Innenbau gut zu den Abbildungen bei Lamansky.

Die Area ist gross und gebogen. Mit dem Alter (Fig. 2 ist ein jüngeres, Fig. 3 — ein altes Exemplar) nimmt ihre Grösse zu. Die *A*-Öffnung ist durch eine Platte verschlossen, ein Pedikelforamen fehlt. Die Schlosszähne sind schwach entwickelt und haben seitlich kleine Grübchen zur Einfassung der Cruralzähne der brachialen Schale. Rechts und links von den Zähnen finden sich am Schlossrande noch einige Zähnchen, deren Spuren man bei Taf. IV, Fig. 2 gerade noch erkennen kann. Der Bau des Schlossrandes entspricht dem der *Ingria* (*2*), besonders aber des *Plectambonites planissimus* (Taf. III, Fig. 2). Die Muskelnarben werden seitlich durch die kurzen Zahnstützen begrenzt, während sie vorne in einer wallartigen Verdickung endigen. Es entsteht daher ein *Billingsella*-artiges Pseudospondylium [(Kozłowski (*10*)]. An *Billingsella* erinnert hier auch die hohe Area. Das Pseudospondylium und die Area sind aber auch die einzigen Bauelemente, welche hier an *Billingsella* erinnern, und sie sind zu allgemein, um als ein Beweis für eine geradlinige Verwandtschaft der beiden angeführt zu werden.

Sowohl bei Fig. 2 als auch bei 3 entspringt an den Zahnstützen je ein Paar von Seitensepten, welche, ähnlich wie bei *Ingria* (*2*), die Richtung der Hauptgefässe angeben. Ausserdem ist auch ein Mittelseptum vorhanden, welches Taf. IV, Fig. 3 sehr breit ist und an die mediane „x"-Platte bei *Ingria* erinnert. Im Gegensatz zu *Ingria* sind die Muskelnarben hier ganz ungegliedert und die Schliessmuskelnarben gegenüber den Öffnern kaum abgegrenzt. Durch die verschiedene Gestalt der Mittelsepten unterscheiden sich die beiden Schalen ganz beträchtlich voneinander. Möglicherweise gehören sie verschiedenen Arten an. Da aber, einerseits, das Innere der anderen *Plectella*-Arten Lamansky's unbekannt und, anderseits, die Aussenskulptur der hier abgebildeten Schalen nicht erhalten ist, so ist auch keine Möglich-

keit vorhanden eine Differentialdiagnose zu geben. Die *Plectella*-Arten Lamansky's sind nämlich auf Grund ihrer Skulptur voneinander getrennt worden.

Der Innenbau der Brachialschalen kann an Taf. IV, Fig. 4—5 studiert werden.

Die Schale Fig. 4 unterscheidet sich von derjenigen bei Lamansky [(*9*), Taf. II, Fig. 22] durch schwächere Septen und stärker ausgeprägte Muskelnarben. Ausserdem ist das Mittelseptum bei Lamansky etwas zu lang gezeichnet. Die Schale Taf. IV, Fig. 4 ist von gerontischem Alter. Die Scheibe ist von der Schleppe durch eine konzentrische Rinne und einen Wall abgegrenzt. Dabei hat in der Mittellinie die Scheibe vorne eine schwache Einbuchtung. Zwei Paar Seitensepten entspringen an den kleinen, vertieften, *Ingria*-artig umrissenen Muskelnarben. Das Mittelseptum ist ebenfalls *Ingria*-artig kurz, breit und vorne zweiteilig. Das *Chilidium* ist hier leider fast ganz zerstört. Sein Vorhandensein bei *Plectella* ist aber ganz sicher, wie dies aus den Darstellungen bei Lamansky und bei A. Öpik [(*2*), Taf. XII, Fig. 52] hervorgeht.

Die Brachialschale Taf. IV, Fig. 5 stellen wir nur mit Vorbehalt zu *uncinata*, da sie zu viele Besonderheiten aufweist. Es ist hier nur ein breites, flaches Mittelseptum ausgebildet, und die Scheibe ist von der Schleppe kaum zu trennen. Es könnte dies ein relativ junges Exemplar gewesen sein, mit unvollkommen entwickeltem Innenrelief.

Dimensionen (in mm).

Taf. IV	Fig. 2	Fig. 3	Fig. 4	Fig. 6
Breite . . .	15	17,0	15,5	15,3
Länge . . .	11,2	13,0	9,4	8,9
Wölbung .	6,5	—	—	—

Zusammenfassend sagen wir: *Plectella* besitzt eine der *Ingria* innerlich ähnlich gebaute brachiale Schale, während die Pedikelschale einfacher gebaute Muskelnarben zeigt. Dem äusseren Habitus nach ist die *Plectella* [vergl. Lamansky (*9*), Taf. II, Fig. 15—21] der *Leptelloidea* [A. Öpik (*2*) Taf. VII—VIII und vorl. Schrift Taf. VI, Fig. 4, 5] äusserst ähnlich. Da bis zur

jüngsten Zeit *Plectella* als Synonym zu *Plectambonites* galt, so sei darauf hingewiesen, dass der letztere einen durchbohrten Wirbel, flache Area und abweichende Skulptur besitzt. Ausserdem hat *Plectella* eine gleichmässig gebogene Schale, während *Plectambonites* gekniet ist.

Subfam. Ahtiellinae nov.

Gen. *Ahtiella* Öpik 1932.

Ahtiella baltica A. O.

Taf. IV, Fig. 6.

1932 A. Öpik „Über die Plectellinen" (op. cit. *2*), S. 42; Taf. II, Fig. 12; Taf. V.

Bei der Aufstellung und Beschreibung der Gattung *Ahtiella* und ihrer Arten lag vom Inneren der Brachialschale nur ein einziger Steinkern vor. Nun kann das Innere einer zweiten Brachialschale vorgelegt werden, und zwar nicht vom Genotyp, wie früher, sondern von der Art *baltica*. Vom Genotyp unterscheidet sich diese durch das Fehlen von Seitensepten.

Restauriert würde diese Schale ca 20 mm breit sein. Im Inneren zeigt sie eine rundliche mediane Erhöhung, welcher äusserlich die Furche (die Lira) entspricht. Das Diaphragma ist stark unterhöhlt und vorne eingebuchtet. Der Schlossfortsatz ist einfach und mit dem Chilidium verwachsen. Dasselbe gilt auch bezüglich der kleinen Crura, welche untereinander um 90° divergieren. Der Anker [Cardinalia Schuchert & Cooper (*5*)] ist hier also ganz wie bei *Inversella borealis* n. gen. n. sp. [= „*Palaeostrophomena concava*" apud A. Öpik 1932 et Holtedahl (*1*)] ausgebildet [vergl. A. Öpik (*2*), Taf. XII, Fig. 49]. Der Fund stammt aus dem unterordovizischen Rogösandstein B_{III} (typische Ablagerung für *Ahtiella baltica*) der Insel Klein-Rogö, Estland.

Ahtiella arenaria n. sp.

Taf. IV, Fig. 7, 8.

Holotyp ist die Brachialschale Taf. IV, Fig. 8. Diese und die andere abgebildete (Fig. 7) stammen aus dem unterordovizischen Rogö-Kalksandstein, Insel Klein-Rogö, Estland.

Unterschiede von anderen Arten: von *A. lirata* Ö. (*2*) und *baltica* weicht die neue Art ab durch ungewöhnlich schwache Ausbildung der medianen Furche (Lira), welche Taf. IV, Fig. 8 kaum unterschieden werden kann. Ausserdem ist auch die radiale Skulptur der *arenaria* bedeutend feiner als bei den anderen, indem hier auf 5 mm ca 30 Streifen gezählt werden. Es entsteht jedoch die Frage, ob hier nicht die eigentliche *Strophomena Jentzschi* Gagel vorliegt, bei welcher [vergl. A. Ö. (*2*), S. 38] ebenfalls keine mediane Lira vorhanden ist. Die *S. Jentzschi* Gagel [(*11*), Taf. V, Fig. 26, nicht 26b] hat aber rechtwinklige Schalenecken, während diese bei der *arenaria* spitz sind. Auch die Skulptur ist verschieden, indem sie bei der Gagel'schen Art aus zahlreichen, feinen, runden Rippen bestehen soll, „deren Zwischenräume durch 2—3 sehr feine Radialstreifen ausgefüllt sind". Bei der hier als neu aufgestellten Art *arenaria* kommen auf einen solchen Zwischenraum 4—6 feine Streifen. Jedenfalls kann eine vollständige Klärung der Frage über die wahre Natur der *Strophomena Jentzschi* nur durch eine Revision des Gagel'schen Typus [Lectotyp, A. Ö. (*2*), S. 38] erreicht werden.

Der Holotyp der *arenaria* ist 18 mm breit und 7,8 mm lang. Die Ecken der Schale sind spitz, die Scheibe flach gewölbt, die Schleppe deutlich herabgebogen, weshalb auch die Schale gekniet erscheint. Die Runzeln der Scheibe sind undeutlich ausgebildet.

Zur selben Art kann auch die Pedikelschale Taf. IV, Fig. 7 gestellt werden. Sie ist im selben Handstück wie der Holotyp gefunden worden und stimmt in ihren Umrissen mit diesem überein. 18 mm breit, 8,5 mm lang, könnte diese Schale sogar vielleicht das Gegenstück des Holotyps darstellen: bekanntlich sind die Pedikelschalen immer etwas länger als die brachialen. Das Innere gleicht dem der anderen Ahtiellen: relativ kräftige Schlosszähne, gut entwickelte Zahnstützen und breite, vorne kaum begrenzte Muskelnarben. Auffallend ist hier aber nicht nur das Fehlen eines Diaphragmas, sondern sogar dasjenige einer Knieverdickung, welche bei den anderen Ahtiellen (bei *lirata* — ein Diaphragma, bei *baltica* — eine Knieverdickung) stets vorhanden sind. Die Innenfläche ist fein gewarzt, was mit einer scheinpunktierten Schale gleichbedeutend ist.

Inversella n. gen.

(Invertere — umdrehen, umklappen.)

1916. O. Holtedahl (op. cit. *1*), S. 43, Taf. VII, Fig. 1—2. *Palaeostrophomena* (pars), non *Strophomena concava* F. Schmidt.

1932. A. Öpik (op. cit. *2*), S. 25—37; S. 71 („Anmerkung"); Taf. IV, Fig. 24, 25; Taf. XII, Fig. 49, 50; Textabb. 1 G. Angeführt als *Palaeostrophomena* Holtedahl. Ebenda — die übrige Literatur.

Nomenklatorisches. Die Gattung *Palaeostrophomena* Holtedahl ist ursprünglich auf *Strophomena concava* Fr. Schmidt 1858, S. 215 (op. cit. *12*) gegründet worden. Diese Art wurde von Holtedahl (*1*), S. 45 ausdrücklich zum Genotyp („Type species") seiner neuen Gattung ernannt, und als solcher wird er auch im Fossilium Catalogus (*8*) von Ch. Schuchert und C. Levene angeführt. Von A. Öpik (*4*), S. 58 und (*2*), S. 36 wird darauf hingewiesen, dass die von O. Holtedahl abgebildeten Stücke nicht zur *Strophomena concava* Fr. Schmidt passen, dass also die norwegischen, von Holtedahl so bezeichneten (*concava* Schmidt) Brachiopoden eigentlich als Autornamen Holtedahl tragen müssten. Gleichzeitig entstand die Notwendigkeit einer Revision der typischen Art der *Palaeostrophomena* — der *Strophomena concava* Fr. Schmidt.

Die Originale der *Strophomena concava* befanden sich aber im Paläontologischen Museum zu Oslo, und wurden nun von Herrn Prof. O. Holtedahl nach Tartu zurückgeschickt. Sie haben ihm als Vergleichsmaterial während seiner Brachiopodenstudien (op. cit. *1*), also auch während der Aufstellung der Gattung *Palaeostrophomena*, zur Hand gestanden. Dieses Material der echten *Strophomena concava* F. S. wird unten in der vorliegenden Schrift (Taf. II; Taf. III, Fig. 1; Taf. IV, Fig. 1; Taf. VIII, Fig. 2) als *Palaeostrophomena* Holtedahl beschrieben.

Die wegen des weiten Umfangs des Begriffes der Holtedahl'schen Gattung zu ihr mitgerechneten norwegischen Brachiopoden, auch alle jene, die bei A. Öpik (*2*) als *Palaeostrophomena* bezeichnet wurden, werden von uns, wegen der Einschränkung der letzteren Gattung, in eine neue Gattung *Inversella* versetzt, mit *Inversella borealis* n. sp. als typische Art.

Inzwischen geben Ch. Schuchert und A. G. Cooper (*5*), S. 100 als Genolectotyp der *Palaeostrophomena P. concava*

Holtedahl an, obwohl eine solche Art von Holtedahl nicht genannt wird. Sie schreiben: „Öpik (1930) says that Holtedahl did not have before him specimens of Schmidt's *Strophomena concava*, but a Norwegian shell that be identified with that species. Accordingly Schmidt's form is not the genotyp, as stated by Schuchert and Levene (1929), but Holtedahl's *Palaeostrophomena concava* becomes the type".

Leider kann dieses Verfahren in keiner Weise akzeptiert werden. Holtedahl hatte, bei der Aufstellung seiner neuen Gattung *Palaeostrophomena*, in erster Linie „vor sich" die Beschreibung der *Strophomena concava* Fr. Schmidt (*12*), diese wählte er zur typischen Art der neuen Gattung und reihte schliesslich die entsprechenden norwegischen Brachiopoden in diese Art und Gattung ein. Ausserdem waren, wie bereits erwähnt wurde, auch die Originale Schmidt's während Holtedahl's Studien in seinen Händen. Endlich lautet die entsprechende Stelle bei Öpik (1930), S. 57, 58: „Als einzige Art wird die *Palaeostrophomena concava* Fr. Schmidt angeführt. Es muss jedoch in Wirklichkeit *concava* Holtedahl stehen, denn die *concava* Schmidt scheint dennoch eine andere Art gewesen zu sein". Es ist hier keine Rede von einem „Lectotyp" oder davon, ob die echte *concava* Schmidt dem Verfasser der „Strophomenidae of the Kristiania Region" zur Verfügung stand oder nicht. Es wird nur von einer in der Tat gar nicht existierenden Art „*concava* Holtedahl" gesprochen. Dadurch und durch die Wiederholung dieser Worte [A. Öpik (*2*), S. 36] ist aber dieser Name noch nicht verfügbar geworden. Auch Prof. O. Holtedahl selber hat ihn nicht akzeptiert, sondern die Regelung der Frage soll, wie er brieflich mitteilt, dem Verf. der vorliegenden Zeilen überlassen werden. Letzterer hat es hier auch ausgeführt, wobei ihm bei diesen, wie auch bei mehreren anderen nomenklatorischen Schwierigkeiten Herr Prof. Rud. Richter (Frankfurt a. Main) mit guten Ratschlägen und klärenden Hinweisen wesentlich geholfen hat.

Die Diagnose der neuen Gattung *Inversella* ist bei A. Öpik (*2*), S. 35 unter *Palaeostrophomena* gegeben. Demnach handelt es sich in der erwähnten Abhandlung (A. Ö. „Über die Plectellinen") überall, wo von *Palaeostrophomena* die Rede ist, um *Inversella* n. gen.

Inversella borealis n. sp.

Bis in die letzte Zeit wurde diese Art als *Palaeostrophomena concava* (Fr. Schmidt) Holtedahl 1916 (op. cit. *1*) und *P. concava* Holtedahl [Öpik 1930—1932 (op. cit. *2*, *4*)] bezeichnet. In der letztgenannten Arbeit S. 36 ist auch die entsprechende Literatur zusammengestellt. Hinzu kommt noch das grosse Werk von Schuchert & Cooper (*5*), deren Ansichten bereits besprochen worden sind.

Palaeostrophomena concava (Fr. Schmidt 1858) Holtedahl 1916 wird ferner beschrieben als ein Glied der Subfam. Leptestiinae.

Holotyp der *Inversella borealis* ist das Exemplar Taf. IV, Fig. 24 bei A. Öpik 1932 (op. cit. *2*); Geol. Museum der Universität Tartu Nr. 322. Ebenda S. 36—37 findet sich die Beschreibung der Art.

Der Text zum Holotypus lautet: „Es ist eine ganze, 24 mm breite Schale mit typischer Skulptur und gerunzelter Scheibe. Man zählt hier ca 12 Längsstreifen auf 2 mm. Die Scheibe ist z. T. abgenutzt, doch 9—10 Runzeln sind noch ganz gut erkennbar. Das Längsprofil (Textabb. 1 G) zeigt ein abgerundetes Knie und einen Kniewinkel von ca 90°. Die Pedikelarea ist konkav und stark rückwärts geneigt. Die Innenfläche der Schale ist gewarzt und die Schalensubstanz scheinpunktiert. Auf einen mm^2 kommen 12 bis 20 Scheinpunkte; die Zahl ist also ziemlich schwankend. Das innere Relief ist ziemlich schwach. Es fehlen hier ganz die starken Septen der *Ingria* und *Ahtiella*. Die Scheibe ist in der Pedikelschale innerlich durch ein nach vorne über das Knie verschobenes, unvollständiges Diaphragma (Textabb. 1 G) markiert". Ferner ist das Notothyrium durch das Chilidium geschlossen; der starke Mittelzapfen des Schlossfortsatzes ist mit dem Chilidium verwachsen. Die Seitenzapfen sind schwach. Äusserlich, in der Mittellinie, treten 2 bis 3 starke Längsrippen auf. Vorkommen: von $B_{III\alpha}$ (*expansus*-Zone) bis $C_{1\alpha}$, im ganzen Ostbaltikum und im Oslogebiete in $3c\beta$—$3c\gamma$.

Inversella angulata n. sp.

(*Angulata* — wegen der starken Kniefalte.)

Taf. III, Fig. 3; Textabb.

Holotyp ist das abgebildete, einzig vorhandene ganze Exemplar aus $B_{III\beta}$ (*raniceps*-Zone, „Untere Linsenschicht")

des Glintes bei Toila, Estland. Geol. Museum Tartu, Koll. H. Bekker.

Als Unterschiede vom Genotyp (*I. borealis*) sind der ausgeprägte Kniewinkel und die starke Falte oder Runzel am Scheibenrande zu nennen. Bei *I. borealis* ist das Knie abgerundet.

Die Schale ist am Schlossrande 29 mm breit. Die Scheibe ist ebenso breit, 13 mm lang, hat spitze Ecken und vier konzentrische Runzeln. Die Wölbung ist invers, wie es auch der Gattung nach sein muss. Im Inneren der Brachialschale ist ein kurzes Septum vorhanden, dem äusserlich eine schwache Vertiefung in der Schale entspricht. Daneben liegen die kleinen, paarweise hintereinander gestellten Muskelnarben. Das Chilidium ist klein und vorspringend. Die Skulptur besteht aus feinen, sehr fein quergestreiften Längsstreifen, deren man am Scheibenrande ca 23 auf 5 mm zählt. Ausserdem treten drei stärkere Längsstreifen in der Mittellinie auf, von denen der mittlere stärker als die anderen erscheint.

Subfam. *Leptestiinae* nov.

Gen. *Palaeostrophomena* Holtedahl (emend. nov.).

1858 Fr. Schmidt, *Strophomena concava* (op. cit. *12*).

1916 O. Holtedahl (*1*), *Palaeostrophomena concava* (Fr Schmidt), pars. (Non Pl. VII, Fig. 1—2.)

Non **1930—1932** A. Öpik, *Palaeostrophomena concava* (op. cit. *2, 4*); non **1931—1932** Schuchert & Cooper (*5, 6*), *Palaeostrophomena* Holtedahl.

Genotyp: *Strophomena concava* Fr. Schmidt 1858, aufgestellt von O. Holtedahl 1916, wiederholt im Fossilium Catalogus 1929 von Schuchert & Levene (*8*). Näheres über die Nomenklatur ist oben, unter *Inversella* n. gen., mitgeteilt worden. Die typische Art wurde von Fr. Schmidt sehr treffend beschrieben, und die betreffenden Originale wurden von ihm den Sammlungen des Geol. Museums der Universität Tartu übergeben. Später aber hat Fr. Schmidt diese seine Art niemals richtig bestimmt. Mit diesem Namen bezeichnete er, soweit es auf alten Zetteln zu lesen ist, sehr verschiedene Brachiopoden, welche gegenwärtig unter den Namen *Ingria nefedyevi* (Eichw.), *Inversella borealis*, *Actinomena orta* A. Ö. (*4*) bekannt sind. Keines dieser Brachiopoden passt zur Originalbeschreibung der *S. concava*, und dies wird jetzt durch die unten folgende Revision der entsprechenden Originale bestätigt. Diese Originale wurden erst

im August 1932 aufgefunden, also 75 Jahre nach der Aufstellung der Art.

Gattungsdiagnose (emend.): *Palaeostrophomena* ist von strophomenoidem Habitus, dorsalwärts gewölbt, also invers, wie *Strophomena*. Sie unterscheidet sich jedoch von den Strophomeniden durch den aufrechten, vorne dreiteiligen Schlossfortsatz, welcher ganz wie bei *Leptestia* Bekker gebaut ist. Unter den Plectambonitiden aber ist nur *Palaeostrophomena* invers, die anderen sind alle normal (rafinesquinenartig) gewölbt. Eine gewisse Ähnlichkeit besteht zwischen *Palaeostrophomena* und der inversen Plectelline *Ingria*, da beide einen sehr flachen Areawinkel haben. Sie sind aber innerlich recht verschieden und haben eine jede ihre eigene charakteristische Skulptur (*Ingria* hat wenige starke Längs- und dichtgestellte Querstreifen, — also eine „Spinngewebeskulptur"; *Palaeostrophomena* dagegen strophomenoide rundliche Längsrippen und dazwischen feinere Längsstreifen). Ferner fallen bei *Palaeostrophomena* die starken Gefässkanäle, die eigenartigen langen Muskelnarben der Pedikelschale und die doppelten Schlosszähne auf.

Von der Plectelline *Inversella* (*Palaeostrophomena* auctorum) unterscheidet sich die echte *Palaeostrophomena* durch ihren Schlossfortsatz, zahlreiche Hauptstreifen und flachen Areawinkel.

Bekannt ist nur eine einzige Art, der Genotyp, dessen Beschreibung im folgenden gegeben wird.

Palaeostrophomena concava (Fr. Schmidt 1858).

Taf. II; Taf. III, Fig. 1; Taf. IV, Fig. 1; Taf. VIII, Fig. 2; Textabb. 4.

Synonyme und Homonyme sind oben, bei der Gattungsbeschreibung, angegeben.

Es liegen vor 8 Schalen dieser Art, welche Fr. Schmidt eigenhändig als „*Strophomena concava* n. sp. Erras 1" bezeichnet hat. Nach der Lokalität, nach dem Niveau (Erras 1) und nach dem Muttergestein zu urteilen, stammen sämtliche Stücke aus den tiefsten Schichten ($C_{2\alpha}$) der Kukruse-Stufe (*Chasmops*-Zeit, Ordovizium Estlands).

Das typische Exemplar (Lectotyp) ist die Taf. II, Fig. 1—1a und Taf. IV, Fig. 1 abgebildete ganze Schale. Diese Wahl des Lectotypus erscheint umsomehr berechtigt, als für die Original-

beschreibung [Fr. Schmidt (*12*), S. 215] dieses Exemplar offenbar als Muster gedient hat: „Im Umkreis von der Form und Grösse der vorigen [1]), aber die Schale nach der Ventralseite zu gekniet. Beide Schalen bis zum Knie fast flach; der Schnabel der Ventralseite wenig vorspringend, undurchbohrt; der von den beiden Areis gebildete Winkel sehr stumpf, so dass sie beide in einer Ebene liegen; die Öffnung der Ventralschale ganz von einem Pseudodeltidium geschlossen, die der dorsalen ebenfalls. Oberfläche mit schwachen Längsrippen, die sich nach dem Stirnrande zu vermehren, und starken unregelmässigen Querrunzeln (5—6 bis zum Knie) bedeckt. (1). Erras". Diese Beschreibung ist vortrefflich abgefasst, so dass schon Eichwald (*13*) seine *Strophomena*, resp. *Orthisina nefedyevi* gegenüber der *S. concava* scharf abgrenzen konnte. Der Lectotyp stimmt zu dieser Diagnose ganz vorzüglich.

Beschreibung des Lectotypus (Taf. II, Fig. 1, 1a; Taf. IV, Fig. 1; Textabb. 4). Es ist dies ein vollständiges Exemplar, 34 mm breit und 17 mm lang, also im Umriss fast ein Halbkreis. Die Ecken der Schale sind zugespitzt. Die Scheibe erscheint flach, ca 12 mm lang und trägt unregelmässige, in der Mittellinie schwach ausgebildete, grobe Runzeln. Die Wölbung ist invers, es biegt sich also die Schleppe ventralwärts herab und bildet einen abgerundeten stumpfen Kniewinkel von etwa 130°.

Der Nabel der Brachialschale ist am Chilidium vertieft, während der Wirbel der Pedikelschale etwas gewölbt erscheint. Die beiden Areas sind fast gleich hoch und tragen relativ grobe, mit dem Schlossrande parallele Anwachsstreifen. Der Areawinkel ist ungewöhnlich flach — ca 170°, so dass die beiden Areaflächen fast in einer Ebene liegen. Der Wirbel ist undurchbohrt. Die Δ-Öffnung ist sehr eng und ganz durch das Chilidium und das Pseudodeltidium verdeckt.

Die Skulptur ist rafinesquininenartig ausgebildet. Sie besteht aus feinen, runden, voneinander ziemlich weit abstehenden Radialstreifen, die sich durch Einschaltung (resp. durch Verstärkung der feinen Zwischenstreifen) vermehren. Am Schalenrande zählt man auf 5 mm ca 9—7 solcher Hauptstreifen. Die

1) Gemeint ist die *Strophomena radiata*=*Plectambonites radiatus* (Fr. Schmidt), deren „Schlossrand etwa 1 Zoll breit" sein soll. Vergl. A. Öpik (*4*), S. 121.

feinen Zwischenstreifen sind undeutlich und äusserst fein, etwa 5 auf 1 mm. Ausserdem ist eine kaum wahrnehmbare, feine Querriefung vorhanden.

Der Schlossfortsatz ist Taf. 14, Fig. 1 zu sehen. Die A-Platte ist hier z. T. mit einer Nadel abgesprengt worden. Innerlich ist der Schlossfortsatz ganz mit dem Chilidium verschmolzen. Der Schlossfortsatz selbst besteht aus einem aufrechten, hinten dreiteiligen Zahn, dessen Mittelleiste auf dem Bilde zu sehen ist.

Um den Bau des Schlossfortsatzes und des Ankers zu zeigen, wurde ein zweites ganzes Exemplar mit HCl angeätzt und mit Öl überzogen. Die Ergebnisse sind Textabb. 4 dargestellt. Vorne erscheint der Schlossfortsatz einfach, hinten aber dreiteilig.

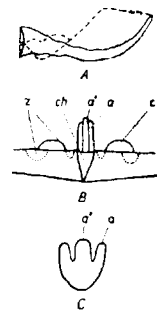


Abb. 4. *Palaeostrophomena concava*, schematisch dargestellt. A — Längsprofil des Holotypus (Taf. II, Fig. 1 -1a), nat. Grösse; B restaurierte Ansicht des dorsalen Schlossrandes von hinten, ca × 5; C Querschnitt durch die obere Partie des Schlossfortsatzes, nach einem Anschliff, ca × 10; a' — Mittelzapfen, a — Seitenleiste des Schlossfortsatzes; c — Cruralzahn; ch — Chilidium; z — vermutliche Alveolen zur Einfassung der Spitzen des doppelten ventralen Schlosszahnes.

Mit den Cruralplatten ist der Schlossfortsatz nicht verwachsen. Neben den Cruralplatten befanden sich vermutlich Gruben zum Einfassen der doppelten Schlosszähne. Es müssen demnach zwei Paar solcher Gruben vorhanden sein. Diese Bauart erinnert sehr an den Schlossrand der *Leptelloidea leptelloides* (vergl. Taf. VIII, Fig. 1 mit Fig. 2), teilweise aber auch an *Plectambonites* (Taf. III, Fig. 2). Der dorsale Anker von *Palaeostrophomena* (Textabb. 4) kann, falls man die doppelten Zahngruben nicht berücksichtigt, von dem der *Leptestia* [A. Ö (*4*), Textabb. 13, I] fast gar nicht unterschieden werden.

Im Innenbau der *P. concava* fallen in erster Linie die scharfgeschnittenen Gefässkanäle auf. Diese sind auch beim Holotyp (Taf. II, Fig. 1) am abgenutzten Vorderrande gut sichtbar. Auch hier ist es die Regel, dass einem äusserlichen Hauptstreifen eine Gefässrinne des Randes entspricht.

Innenbau der Pedikelschale. Die Schale Taf. II und Taf. III, Fig. 1, Taf. VIII, Fig. 2 stimmt in Umrissen,

Krümmung und Skulptur mit dem Holotypus vollkommen überein. Der Schlossrand ist verdickt und gewellt — den konzentrischen Runzeln der Oberfläche entsprechend. Auch sonst treten diese Runzeln im Inneren deutlich hervor. Die *A*-Platte ist schmal, konvex und verdeckt fast ganz die Öffnung der Schale. Der Schlossapparat besteht hier aus zwei Paar Zähnen, welche aber nicht ganz symmetrisch ausgebildet sind.

Die Ungleichheit des linken und des rechten Zahnpaares ist offenbar mit der deutlichen individuellen Asymmetrie der ganzen Innenfläche zu verbinden: einander ungleich sind auch die Muskelnarben, die Gefässkanäle verlaufen nicht gleichsinnig und links (auf dem Bilde Taf. II, Fig. 2) ist die Schale etwas stärker gekrümmt als rechts.

Die Öffnernarben sind vertieft, lang und ungewöhnlich schmal. Die Ränder der Narben sind gewellt oder sogar etwas gefiedert (Taf. III, Fig. 1), und die rechte Narbe erscheint mehr zerlappt als die linke. An den Enden der Muskelnarben entspringen mächtige Gefässkanäle — es sind dies die Hauptgefässe der Schale. Die Schliessmuskelnarbe (m) ist relativ klein, nur undeutlich begrenzt und stark nach rückwärts verschoben. Man erkennt sie eigentlich nur, weil sie ungestreift ist, während das übrige Feld der tiefen Einbuchtung zwischen den Öffnernarben durch radial verlaufende, feine Wärzchenreihen gestreift erscheint.

Seitlich von den Muskelnarben entspringen an ihnen, an den basalen Teilen der Zähne und am benachbartem Schlossrande bündelartig zahlreiche Gefässstreifen, ganz ähnlich wie es bei *Leptelloidea leptelloides* (dieselbe Taf. Fig. 4) oder bei *Leptoptilum bekkeri* A. Ö. [(4), Taf. VII, Fig. 81] der Fall ist. Die ganze Innenfläche ist fein gewarzt, glatt sind in dieser Hinsicht nur die Muskelnarben. Scheibe und Schleppe sind innerlich voneinander nur undeutlich getrennt.

Zwei Pedikelschalen Taf. II Fig. 3 und 4 zeigen denselben Bau, doch nicht in so hoher Entwicklung, wie die offenbar gerontische Schale Fig. 2. Die Schale Fig. 3 zeigt das randliche Gefässnetz bestehend aus dichotomisch verzweigten Kanälen. Die Linie, entlang welcher die Gefässkanäle entspringen und welche im Bilde durch schwarze Punkte bezeichnet ist, kann als Grenze zwischen Scheibe und Schleppe betrachtet werden. Neben den stark markierten Gefässen der Schale sieht man hier, das erstere durchquerend, noch ein zweites, schwächer aus-

geprägtes System. Einer dieser Kanäle ist mit „v" bezeichnet worden. Dieses zweite, undeutliche System kann offenbar als Abdruck des dorsalen Gefässnetzes angesehen werden. Endlich gehört die Pedikelschale Taf. I, Fig. 4 einem relativ jungen Exemplar an. Sie ist etwas kleiner als die anderen, hat ein schwächeres Innenrelief, ist aber bis auf den doppelten Schlosszahn vom selben Bau wie die anderen.

Palaeostrophomena concava kann als eine *Leptestia* (s. lato) von inverser Wölbung bezeichnet werden. Der Anker, durch den charakteristischen Schlossfortsatz vertreten, ist mit dem der *Leptestia* bis auf wenige Einzelheiten als gleich zu bezeichnen. Im Gefässsystem sind auch Ähnlichkeiten mit *Leptelloidea* und *Leptoptilum* vorhanden[1]).

Der flache Areawinkel und die flachen Areas erinnern einerseits an *Plectambonites* (s. str.), anderseits an die Plectelline *Ingria*. Die Skulptur der *Palaeostrophomena concava* ist aber eine charakteristische Strophomenidenskulptur — nichts an ihr kann als plectambonitisch gedeutet werden. In dieser Hinsicht besteht eine Ähnlichkeit mit *Rafinesquina subarachnoidea* Reed (*15*), bei welcher eine ähnlich gebaute flache Area (Reed, Taf. XII, Fig. 28) vorliegt und deren sehr schmale Δ-Platte und Chilidium auf einen aus einem aufrechten Fortsatz bestehenden Plectamboniten-Anker hinweisen. Diese Form ist aber normal gewölbt und das Innere leider unbekannt.

Palaeostrophomena concava Fr. Schmidt ist nur einmal und nur in einer einzigen Lokalität im Jahre 1857 gefunden worden. Es sind dies die untersten Schichten ($C_2\alpha$) der Kukruse-Stufe von Ärra in Estland.

1) Bei *Leptestia* treten in der Pedikelschale zwei recht starke, konzentrische Wülste auf, welche als Hauptgefässbögen bezeichnet werden und eine Analogie zu den ähnlich gelegenen Abdrücken bei Orthiden bilden könnten. Falls man aber bei H. Bekker (*14*) Fig. 1 mit Fig. 3 und bei A. Öpik (*4*) Taf. VI, Fig. 76 mit Taf. VII, Fig. 77 resp. 78 vergleicht, so ergibt sich sofort eine andere Deutung. Die konzentrischen Wülste der Pedikelschale erscheinen nur als eine Anpassung an den gleichsinnig verlaufenden Scheibenrand (Knie) der Brachialschale. Es ist dies also ein diaphragmaartiges Gebilde und kann nicht mit den Gefässen der Orthiden verglichen werden.

Gen. *Leptelloidea* Jones.

Die Gattung *Leptelloidea* umfasst nach der Auffassung von O. T. Jones (*16*) eine Reihe von Arten, die zusammen einen ziemlich heterogenen Formenkreis bilden, welcher daher in mehrere gesonderte Gruppen zerlegt werden kann. Es wurde von uns schon einmal früher darauf hingedeutet [A. Öpik (*4*), S. 133 und Fussnote zu S. 59], dass zwischen *Leptella* und *Leptelloidea leptelloides* keine allzugrossen prinzipiellen Unterschiede bestehen. Bei einer erweiterten Auffassung der Gattung *Leptelloidea* müsste auch *Leptella* zu dieser gerechnet werden, wobei man die Priorität des letzteren Namens in Betracht ziehen muss. Es handelt sich also hier in erster Linie um die Unterschiede zwischen *Leptella sordida* (Billings) und *Leptelloidea leptelloides* (Bekker). Soweit man nach den Abbildungen bei H. & C. (*7*), Taf. XV A urteilen kann, hat *L. sordida* ungespaltene Schlosszähne und eine stärker entwickelte Area. Es sind auch Unterschiede im Innenbau der Pedikelschalen zu erwarten. Über die Schalenstruktur der *Leptella* ist nichts Näheres bekannt, während bei *Leptelloidea leptelloides* eingestochene Punkte auftreten. Diese oben angeführten Unterschiede genügen, um bis zur entscheidenden Revision der *Leptella* diese beiden Gattungen auseinanderzuhalten.

Aus der Formengruppe der *Leptelloidea* Jones scheiden wir ferner zwei selbständige Gattungen aus, und zwar: 1) die Arten mit gezahntem (kreneliertem) Schlossrande (*ruralis*-Gruppe bei Jones) als *Sampo* n. gen.; und 2) die Arten, welche gleichzeitig ein Diaphragma und unterhöhlte Brachiallamellen führen, als *Leangella* n. gen.

Demnach verstehen wir unter *Leptelloidea* Jones in erster Linie die typische Art *leptelloides* (Bekker), mit Diaphragma, aber ohne unterhöhlte Brachiallamellen, mit gespaltenen Schlosszähnen und punktierter ventraler Nabelhöhle sowie punktierter dorsaler Nabelfläche und mit in Stacheln auslaufenden ventralen Muskelnarben. Eine eingehendere Beschreibung dieser Art ist von O. T. Jones (*16*) und A. Öpik (*4*) gegeben worden, und im folgenden werden noch ergänzende Beobachtungen über diese Art mitgeteilt.

Zu *Leptelloidea* (sensu stricto) können gerechnet werden *Plectambonites llandeiloensis* (Davidson), welcher bei F. R. C. Reed (*15*) abgebildet und von O. T. Jones revidiert worden ist

(aber über die Punktierung und die Stacheln an den Muskelnarben fehlen die Angaben); ferner *Leptelloidea derfelensis* O. T. Jones (aber mit demselbem Vorbehalt, wie vorher bei der *llandeiloensis*); und schliesslich *Leptella grayae* Reed (*15*) (korrigiert von O. T. Jones), welche aber in Wirklichkeit eher eine *Leptella* als eine *Leptelloidea* zu sein scheint.

Auch die *Leptelloidea musca* könnte in dieser Gattung untergebracht werden. Doch sind 1) die eingestochenen Punkte hier fast über die ganze Innenfläche verbreitet, 2) die Brachiallamel-

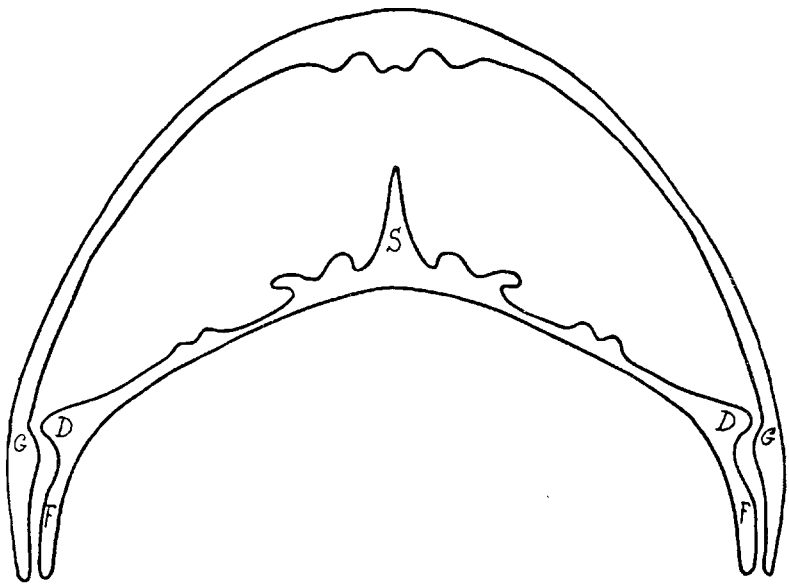


Abb. 5. Querschnitt durch ein ganzes Exemplar von *Leptelloidea leptelloides* (Schliff im Geol. Museum Tartu). S — dorsales Mittelseptum; D — Diaphragma; F — Schleppe; G — ventraler Anpassungswulst und Furche (resp. Knierand) des Diaphragmas. Ca × 10 vergrössert.

len sind gut entwickelt und 3) anstatt des Diaphragmas ist die brachiale Schale innerlich nur gekniet. Es sind dies sehr wesentliche Unterschiede, unter denen aber die Verbreitung der Poren kein prinzipielles, sondern nur ein graduelles Merkmal ist. Falls man ferner annimmt, dass bei *leptelloides* das Diaphragma gleichzeitig als Armlamelle funktionierte und dass die Brachiallamellen der *musca* als ein reduziertes und spezialisiertes Diaphragma aufgefasst werden können, so verlieren auch die anderen Unterschiede an Schärfe; um so mehr da auch bei *leptelloides* [Textabb.

15 bei A. Öpik *(4)*, S. 127] eine sekundäre Kniefalte sich ausgebildet hat. Bei *Leangella* nov. gen. ist diese Kniefalte zu einem sekundären Diaphragma umgestaltet worden.

Leptelloidea musca hat dabei in der Pedikelschale in Stacheln auslaufende Muskelnarben sowie gespaltene Schlosszähne und steht in dieser Hinsicht, gleichwie der Skulptur nach, der *leptelloides* sehr nahe. Wenn man die Punktierung der *musca* und ihre Brachiallamellen einerseits, und anderseits auch ihre nahen Beziehungen zu *leptelloides* beachtet, könnte man für die *musca* höchstens eine besondere Untergattung mit *L. musca* als typischer Art aufstellen. Von *L. musca* können dabei die anderen Leptelloideen nicht abgeleitet werden, weil diese letzteren, soweit bekannt ist, keine Poren haben, während bei *musca* im Vergleich zu *leptelloides* eine starke Zunahme der porentragenden Fläche bemerkbar ist.

Leptelloidea leptelloides (H. Bekker).

Taf. III, Fig. 4; Taf. V, Fig. 1—2; Taf. VI, Fig. 1; Taf. VIII, Fig. 1; Textabb. 5 und 14.

Literatur bei A. Öpik (*4*), S. 133.

Es ist dies der Holotyp der Gattung *Leptelloidea* Jones.

Innenbau der Pedikelschale Taf. V, Fig. 1, Taf. VIII, Fig. 1. Das Muskelfeld ist stark nach vorne gerückt. Die Nabelhöhle hinter den Muskelnarben ist grob punktiert. Diese eingestochenen Punkte (endopunctae Schuchert & Gooper) sind ziemlich grob und hier z. T. durch Sediment ausgefüllt. Gewöhnlich trifft man als Füllmasse anorganisch abgelagerten Kalzit. Diese Poren erscheinen im Querschnitt unregelmässig gerundet und durchsetzen fast die ganze Dicke der Schale. Sie enden erst unmittelbar unter der Schalenoberfläche. Das übrige Innere der Schale erscheint fein gewarzt. Die Struktur der Warzen gleicht derjenigen bei den Strophomeniden, wie diese von Kozłowski (*10*) dargestellt worden ist. Sie haben also einen helleren axialen Kern, die Existenz einer Perforation ist zweifelhaft.

Die Narbe der Schliessmuskeln ist allseitig von den Öffnern umgeben und sehr vertieft. Es sind hier zwei Narbenpaare zu unterscheiden: ein inneres und ein äusseres, und ausserdem eine mediane Furche.

Es sind ebenfalls zwei Paar Öffnernarben vorhanden (Textabb. 14). Das vordere (innere) ist grösser, das hintere (äussere)

von den Zahnstützen begrenzte Paar aber kleiner. Die Narben sind hoch umgrenzt und laufen vorne in feine Stacheln aus. Auf dem Bilde sind diese nur teilweise sichtbar, da die Aufnahme so ausgeführt worden ist, dass die Stacheln zum grössten Teil senkrecht zur Bildebene standen. Drei erhabene, ebenfalls stachelige Streifen entspringen an den Muskelnarben und verlaufen durch die Mitte der Schale nach vorne hin. Der mittlere ist stärker als die Nebenstreifen. Die Schlosszähne sind gross und gespalten (fast doppelt), und erinnern sehr an jene der *Palaeostrophomena* (Taf. VIII, Fig. 2).

Die Pedikelschale Taf. III, Fig. 4 [dasselbe Exemplar bei A. Ö. (*4*), Taf. XXI, Fig. 273] hat abgenutzte Schlosszähne und eine etwas zerdrückte Umrandung der Muskelnarben. Daher sind hier die Stacheln an den Muskelnarben deutlicher sichtbar. Ausserdem zeigt dieses Exemplar mächtige Gefässbündel, welche, ähnlich wie bei *Palaeostrophomena* (dieselbe Tafel, Fig. 1), hinten an den Zahnstützen und an der Area entspringen.

Innenbau der Brachialschale (Taf. V, Fig. 2, Taf. VI, Fig. 1 und Textabb. 5). (Es ist dieselbe wie bei A. Ö. (*4*), Taf. VII, Fig. 89 und Textabb. 15, S. 137.)

Die Scheibe ist von der Schleppe durch ein unterhöhltes, vorne eingebuchtetes, fein radial gestreiftes Diaphragma abgetrennt. Das Diaphragma berührte bei geschlossener Schale die ventrale Innenfläche, ganz wie bei einigen Productiden [vgl. W. Paeckelmann *(17)*, S. 10], so z. B. *Marginifera* Waagen, und trug zum besseren Verschluss des Gehäuses bei. In der Pedikelschale entsprach dem Diaphragma eine mit diesem gleichsinnig verlaufende, hinten durch einen seichten Wall (g) markierte Vertiefung, welche ebenfalls eine bessere Anpassung der Schalen aneinander ermöglichte. Bei *Leptestia* ist dieses Gebilde ungewöhnlich stark, so dass es sogar die Hauptgefässe der Orthiden [„cv" in Textabb. 12, „PS" in Taf. A, Fig. 12 bei Schuchert & Cooper (*5*)] vortäuschen kann. Die beiden Blätter, das linke und das rechte, des Diaphragmas funktionierten auch als brachiale Lamellen. Die beiden Scheibenblätter laufen hier in der Mittellinie zeltartig zu einem hohen, gratförmigen Septum zusammen (vgl. Textabb. 5). Beiderseits von diesem verläuft je eine Rinne, welche beide zusammen mit den seitlich liegenden, von radialer Streifung freien, gefiederten Feldern die Haftstellen der Schliessmuskeln darstellen.

Das Feld zwischen den Cruralzähnen und den Muskelnarben (Taf. VI, Fig. 1, stark vergrössert), welches ein Homologon zur Nabelhöhle der Pedikelschale darstellt und daher als Nabelfläche bezeichnet werden kann, ist hier grob durchstochen. Diese Poren sind auch auf dem auf dem Bilde sichtbaren Teil des Schlossfortsatzes vorhanden. Da bei den Protremata die Muskelnarben niemals punktiert oder gewarzt, sondern immer glatt sind, so wird es auch hier der Fall sein, so dass diese Seite des Schlossfortsatzes als Ansatz der Öffner nicht in Frage kommen kann. Demnach hafteten die Öffnermuskeln auf der dreiteiligen, nach hinten gerichteten Seite des Schlossfortsatzes, welche also als Muskelträger (Myophor Schuchert & Cooper) funktionierte. Dieser Schlossfortsatz ist bei A. Ö. (*4*), S. 129 und 139 eingehend beschrieben worden und ähnelt auch dem von *Sampo* (Taf. VII, Fig. 2). Ausserdem führt die Schale, besonders auf der Schleppe, zahlreiche Warzen von strophomenoider Struktur.

Eingehendere Beschreibungen der Art geben O. T. Jones (*16*) und A. Ö. (*4*).

Leptelloidea leptelloides kommt vor in der unteren Hälfte (C_2a) der Kukruse-Stufe Estlands; vereinzelte Exemplare finden sich auch in $C_2\beta$. Es ist eine seltene Art. Die abgebildeten und hier beschriebenen Exemplare sind hinsichtlich ihrer schönen Erhaltung als Unika anzusehen.

Leptelloidea musca A. Ö.

Taf. VI, Fig. 2, 3; Taf. IX, Fig. 5; Textabb. 15.

Struktur der Schalensubstanz. Im Gegensatz zu *Leptelloidea leptelloides* erscheint hier fast die ganze Innenfläche durchstochen (Taf. VI, Fig. 2, 3). Die Punkte sind relativ gross, von unregelmässig rundem Querschnitt und reichen fast bis zur Oberfläche der Schale. Bei losen Schalen erscheinen diese Punkte ganz hohl (das vorliegende Stück), oder sind mit Sediment ausgefüllt. Bei ganzen Exemplaren, welche mit Kalzit ausgefüllt sind, tragen auch die Kanälchen der Schale sekundären Kalkspat. Oft sind nur die tieferen Teile der Punkte mit Kalzit ausgefüllt, der übrige Teil ist hohl oder hat Sediment als Füllmasse. Am Rande der Scheibe aber und auf der Schleppe erscheinen kleine, dichtgestreute Warzen von strophomenoidem Bau, also mit einem hellen axialen Kern. Taf. IX, Fig. 5 ist

ein Schnitt durch die Schleppe gegeben, welcher mit den vorwärts geneigten Warzen gleichsinnig ausgeführt wurde. Die konvexe Kante des Schliffes ist die Innenfläche der Schale. Die hellen Streifen sind die Kerne der Warzen. Ähnliche Strukturen finden sich am Schalenrande aller Leptelloiden (sensu lato).

Innenbau der Pedikelschale (Taf. VI, Fig. 3 und Textabb. 15). Der Schlosszahn ist gespalten, der Rand der Muskelnarben grob gestachelt. An den Spitzen der langen Zahnstützen ist die gestachelte Umrandung der Muskelnarben unterbrochen, was dem Vorderrande des äusserlichen Öffnerpaares entspricht.

Innenbau der Brachialschale (Taf. VI, Fig. 2). Es ist dies der Holotyp der Art [A. Öpik (*4*), Taf. VIII, Nr. 95]. Die stark unterhöhlten und in der Mittellinie durch eine tiefe Einbuchtung voneinander abgetrennten brachialen Lamellen (Scheibenblätter) zeigen eine flach gewellte Oberfläche. Das Mittelseptum ist kurz, aber kräftig. Ein Diaphragma fehlt, doch das Knie ist deutlich ausgebildet. Diese Art ist charakteristisch für die unteren Idavere-Schichten (C_3a) der Kukruse-Stufe Estlands und ist ziemlich häufig. Eingehend ist sie bei A. Öpik (*4*), S. 140—143 beschrieben.

Gen. *Sampo* n. gen.

(Sampo — ein Name aus der finnischen Mythologie.)

Genotyp: *Sampo hiiuensis*, n. gen. n. sp., aus den unteren Schichten der oberordovizischen Saaremõisa- oder Lyckholm-Stufe (F_{1a}) Estlands. Bezüglich der Schalenwölbung, der Skulptur und des Ankers mit dem dreiteiligen Schlossfortsatz gleicht *Sampo* der *Leptelloidea* (sensu stricto). *Sampo* hat aber keine Schlosszähne, sondern einen gezahnten (krenelierten) Schlossrand, mit Zähnchen in der Pedikel- und Alveolen in der Brachialschale. Die Muskelnarben der Pedikelschale sind breit, herzförmig, wie bei *Leangella*, doch die Schliessmuskelnarbe ist spitz oval, wie bei *Leptelloidea* s. str. Charakteristisch sind die an den Muskelnarben entspringenden breiten Spuren der Hauptgefässe. Die Brachialschale hat wenig unterhöhlte Armblätter (Brachiallamellen) und kein Diaphragma. Die Schalensubstanz ist nur gewarzt, Endopunctae fehlen.

Zur selben Gattung gehört noch *Plectambonites ruralis* Reed

[(*15*), Pl. XIV, Fig. 25—33, S. 879] aus dem Oberordovizium (Drummuck Group) von Girvan [1]).

O. T. Jones (*16*) rechnet den *P. ruralis* zu *Leptelloidea*.

Sampo hiiuensis n. sp.

(Die Art ist genannt nach der Insel Hiiumaa, wo sie am häufigsten gefunden wird.)

Taf. VI, Fig. 1—3; Taf. VII, Fig. 4, 5; Taf. VIII, Fig. 3—5; Textabb. 6 und 16.

Holotyp: Taf. VI, Fig. 4, 5 und Textabb. 6 I A abgebildetes ganzes Exemplar aus der unteren Abteilung (F_{1a}) der Saaremõisa- (resp. Lyckholm-) Stufe (Oberordovizium, Richmond) von Moe, Mittel-Estland. Geol. Mus. Tartu, Koll. A. v. Wahl.

Die einzige schon früher bekannte Art dieser Gattung ist *Leptelloidea ruralis* (Reed). Diese schottische Art hat kleinere Muskelnarben, einen feiner gezahnten Schlossrand und kleinere Brachiallamellen. Auch ist sie 10—12 mm lang und 18—20 mm breit (nach Reed), also durchschnittlich kürzer und breiter als die estnische Art. Diese Unterschiede sind sehr gering, und falls man noch beachtet, dass auch bei der *ruralis* „mucronate" [Taf. XIV, Fig. 28 bei Reed (*15*)] und „nasute" (ebenda, Fig. 32) Varietäten vorkommen, so könnte man auch die estnischen Stücke unter *ruralis* stellen. Doch hat die *hiiuensis* doppelte Brachiallamellen, welche bei der *ruralis* fehlen, und schon dies allein würde zur Trennung der Arten voneinander genügen.

Beschreibung des Holotypus. Die Schale ist 13 mm lang und 17 mm breit, bei einer Wölbung von 7 mm. Im Umriss ist sie abgerundet dreieckig, mit etwas abgeplatteten, „ohrenartig" ventralwärts gewölbten Flügeln und schwach eingebuchtetem Vorderrand. Die Area ist stark „apsaklin" aus der Schalenrandebene rückwärts und nach vorne gedreht. Diese Areaneigung und die zahlreichen Zuwachslamellen sprechen von einem fast gerontischen Alter der Schale. Durch Gebirgsdruck ist die Brachialschale etwas eingedrückt und verschoben, wodurch die Zähnelung (Taf. VI, Fig. 4) des Schlossrandes sichtbar geworden ist. Bei unverletzten Schalen kommt dies niemals äusserlich zum Vorschein.

1) In denselben Schichten ist auch ein Fossil der Lyckholm-Stufe, die *Triplecia insularis* Eichw., zu finden.

Die Stärke der Zähnchen des Schlossrandes nimmt von der Mittellinie zu den Rändern ab.

Die Pedikelarea ist konkav, die etwas kleinere brachiale Area schwach konvex. Die Δ-Platte fehlt hier, doch bei allen andern Exemplaren ist sie vorhanden. Der Wirbel ist undurchbohrt. Das Notothyrium ist offen und zeigt den dreiteiligen Schlossfortsatz. Vom Chilidium (an einem andern Exemplar, Taf. VII, Fig. 2 sichtbar) sind nur kleine Platten erhalten.

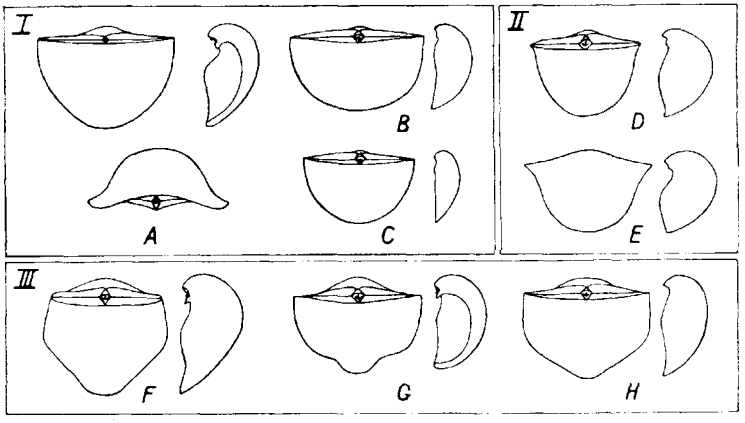


Abb. 6. Restaurierte Schemata zu *Sampo hiiuensis*, alle in nat. Grösse. I. Die Grundform. A — Holotyp (Taf. VI, Fig. 3, 4); B — eine ephebische, und C — eine mehr neanische Schale der Grundform. Alle aus F_{1a}. — II. Die Varietät *mucronata*. E — typisches Exemplar, aus dem Rakvere (E)-Kalk-Geschiebe, Pühalepa (Insel Hiiumaa). D – ein etwas abweichendes Exemplar derselben Var., F_{1a}, Kõrgesaare auf Hiiumaa. — III. Die Varietät *nasuta*. F — eine gerontische Schale aus F_1 von Paope (Hiiumaa), Koll. Orviku; G — typisches Exemplar (Taf. VIII, Fig. 3) und H — ein Übergang zur Grundform, beide aus F_{1a} von Kõrgesaare auf Hiiumaa. — Die Exemplare I B, C, II E, D und III G, H stammen aus den Sammlungen der Naturforscher-Gesellschaft zu Tartu.

Die Skulptur besteht aus 14 Hauptstrahlen, von denen 6 primär sind, die andern erscheinen als nachträglich eingeschaltet. Zwischen den Hauptstrahlen verlaufen die sehr feinen, kaum merkbaren Nebenstreifen, deren man auf 2 mm des Schalenrandes ca 30 zählt.

Die Textabb. 6 I B und 6 I C wiedergegebenen Exemplare gehören der Grundform an. C ist eine jugendliche Schale von geringer Wölbung und Areaneigung, während die ephebische B den Übergang zum gerontischen Stadium des Holotypus (A)

vermittelt. Es ergibt sich hier dasselbe Gesetz des Wachstums (zunehmende Wölbung und Neigung der Areas), wie bei *Leptelloidea* s. str. [A. Ö. (*4*)].

Innenbau der Pedikelschale (Taf. VII, Fig. 1) (F_{1a}, Kõrgesaare, Samml. Naturforscher-Ges. Tartu). Der Schlossrand trägt zahlreiche, relativ grobe, schräggestellte Zähne. Die eigentlichen Schlosszähne fehlen. An ihrer Stelle treten tiefe Alveolen zur Einfassung der Cruralzähne der Brachialschale auf. Die Muskelnarben sind breit herzförmig, vertieft und deutlich umrandet. Die Schliessmuskelnarbe ist oval und vorne zugespitzt, wie bei *Leptelloidea leptelloides*.

Die Umrandung der Narben ist glatt, ohne Stacheln. Vorne an den Muskelnarben entspringen zwei breite, vertiefte Gefässabdrücke. Das ganze Innere ist grob gewarzt, und die Warzen, in ihrer radialen Anordnung, bestimmen die Richtung und Lage der Nebengefässe.

Innenbau der Brachialschalen (Taf. VII, Fig. 2, 3 und Taf. VIII, Fig. 4, 5, beide aus F_{1a} von Kõrgesaare). Das Exemplar Taf. VIII, Fig. 4 und Taf. VII, Fig. 2 und 3 ist 15 mm breit und 10 mm lang; Zahngruben sind hier, dem Fehlen der Zähne in der Pedikelschale entsprechend, nicht vorhanden. Der Schlossrand trägt zahlreiche kantige Alveolen zur Einfassung der Zähnchen der ventralen Klappe. Die Cruralzähne funktionierten als Schlosszähne (Alveolen der Pedikelschale!), z. T. aber auch noch als Armträger, da sie vorne spitz und gleichsinnig zum Rande der Brachiallamellen gestellt sind. Die Brachiallamellen sind mässig unterhöhlt, haben gewarzte (gestachelte) Ränder, radial gestreifte Flächen und sind vorne verdoppelt. Diese doppelten Brachiallamellen sind eine spezielle Eigentümlichkeit der vorliegenden Form. In der Mittellinie sind die Brachiallamellen durch eine Einbuchtung und ein hohes Septum voneinander abgetrennt. Das Septum ist hinten gegabelt, und die so entstandene Furche kann als Muskelnarbe angesehen werden. Der Schlossfortsatz (Taf. VII, Fig. 2) ist nach dem üblichen *Leptelloidea*-Schema aufgebaut [vgl. A. Ö. (*4*), S. 129, Textabb. 13], indem er hinten dreiteilig erscheint. Das Chilidium ist nur durch ein paar undeutliche Reste vertreten.

Die Scheibe ist von der Schleppe durch eine dicht mit Warzen bedeckte Knieverdickung abgetrennt, doch ein Diaphragma

fehlt ganz. Dieses verdickte und gestachelte Knie wird beiderseits durch je 7 starke und tiefe Gefässrinnen durchbrochen.

In der Mitte, gegenüber den Brachiallamellen, ist das Knie breit durchbrochen („n" in Taf. VII, Fig. 3), so dass die Knieverdickung sich eigentlich nur auf die Flügel beschränkt. Zum Schluss sei darauf hingewiesen, dass die Brachiallamellen durch je einen diagonal verlaufenden Gefässkanal („V" auf der Brachiallamelle rechts in Taf. VII, Fig. 3) durchquert werden, und dieser Gefässfurche entspricht eine besonders mächtige Furche auf dem Knie. Die eben besprochene Brachialschale hat einem reifen Exemplar angehört. Die zweite Brachialschale (Taf. VIII, Fig. 5) ist von gerontischem Alter. Durch starke Warzenbildung ist die Unterhöhlung der Brachiallamellen ganz verloren gegangen und die Warzen verdecken fast ganz die vorderen Brachiallamellen, welche in Fig. 4 derselben Tafel so gut zu sehen sind. Diese Schale ist auch recht gross: restauriert muss sie 30 mm breit und 12 mm lang gewesen sein. Falls man die gerontischen Erscheinungen nicht beachtet, ist sie im Innenbau von der oben beschriebenen Brachialschale wohl kaum zu unterscheiden.

Varietäten: *Sampo hiiuensis* ist eine relativ variable Formengruppe, da unter den zugehörigen Schalen (es sind im ganzen ca 20 Exemplare vorhanden) neben der Hauptform noch zwei gut charakterisierte Varietäten zu existieren scheinen.

Die eine Varietät (***nasuta*** nov. var., Taf. VIII, Fig. 3 und Textabb. 6 III) unterscheidet sich durch einen „nasenförmigen" Vorsprung der Schale am Vorderrande, wie er am besten beim Typus dieser Varietät Taf. VIII, Fig. 3 entwickelt ist. Die Textabbild. 6 III zeigt neben dem Typus (G) noch zwei andere Exemplare, von denen das in Fig. F ein gerontisches ist, während das andere (Fig. H) der Grundform ziemlich ähnliche Umrisse zeigt. Das Innere ist unbekannt.

Die zweite Varietät (***mucronata*** n. var.) ist relativ länger sowie mehr gewölbt als die Grundform und hat ausgezogene, spitze Schalenecken. Der Typus ist Textabb. II E wiedergegeben und stammt aus einem tieferen Niveau (E — Rakvere-Stufe oder „Wesenberger Schicht"). Er ist als Geschiebe bei Pühalepa auf Hiiumaa gefunden worden. Das zweite Exemplar dieser Varietät (Textabb. 6 II D) stammt aus den F_1-Schichten von Kõrgesaare, Hiiumaa.

Wenn man auch die *nasuta* als eine Abart der *hiiuensis*

betrachten kann, ähnlich wie es mit der *Rafinesquina nasuta* Conr. (var. der *R. alternata*) und den „nasuten" Formen der *Leptaena rhomboidalis*-Reihe geschieht, so kann dies nicht mit aller Sicherheit bezüglich der *mucronata* angenommen werden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dies eine Art für sich ist, und es ist noch fraglich, ob hier ein gezahnter Schlossrand tatsächlich vorliegt. Leider ist das Innere dieser Form unbekannt, und es sind davon nur zwei Exemplare vorhanden.

Auch bei *Sampo hiiuensis* kommt die bei *Leangella triangularis* weiter unten erwähnte „Manschette" oder „Mähne" vor, ist aber hier relativ selten.

Über die Dimensionen der Vertreter dieser Formengruppe gibt die folgende Tabelle Aufschluss, wobei an den verschiedenen Vertretern der Grundform die Art des Wachsens abgelesen werden kann. Mit zunehmendem Alter wachsen besonders stark die Wölbung und Länge, es nimmt die Zahl der Hauptstreifen zu, und dabei verändert sich die Areaneigung von „orthoklin" bis „hyperklin" (resp. „apsaklin").

Form	Taf., Fig., Textabb., Nr.	Lokalität	Länge	Breite	Wölbung	Zahl der Hauptstreifen am Rande
Die Grundform	Taf. VI, Fig. 1–2 Nr. 353	Moe	13,0	17,0	7,0	18
	Nr. 354		13,8	17,0	6,3	„Mähne"
	Textabb. 6 I B Nr. 356	Kõrgesaare	11,2	17,0	5,0	ca 15
	Textabb. 6 I C Nr. 357		10,0	12,0	3,0	—
Var. *nasuta*	Textabb. 6 III F Nr. 352	Paope	15,0	16,5	8,0	24
	Textabb. 6 III H Nr. 355	Kõrgesaare	13,0	17,5	7,5	22
	Taf. VIII, Fig. 3 Textabb. 6 III G		12,3	16,8	6,5	20
Var. *mucronata*	Textabb. 6 II E	Geschiebe Pühalepa	10,8	15	ca 7	20
	Textabb. 6 II D	Kõrgesaare	11,3	14,5	6,5	18

Die gemessenen Stücke sind ganze Exemplare, die Zahlen beziehen sich nur auf die Pedikelschale und sind für den vollständigen, unverletzten Zustand berechnet worden.

Die Art kommt vor in den F_1-Schichten Estlands, vorwiegend auf der Insel Hiiumaa. Der Typus zur var. *mucronata* ist die einzige aus den E-Schichten vorliegende Schale. Die meisten Exemplare (ca 12 Stück) sind offenbar von Fr. Schmidt und Harder in den Jahren 1856—1857 gesammelt worden. Zwei Exemplare (die beiden ersten in der Tabelle) stammen aus der Koll. A. v. Wahl und das Ex. Nr. 352 (Paope) — aus der Koll. K. Orviku.

II. Über einige Plectambonitiden aus Norwegen.

Leangella nov. gen.

Genotyp: *Plectambonites scissa triangularis* Holtedahl *(1)* = *Leptelloidea scissa* O. T. Jones *(16)*, pars. Aus dem Llandovery der Umgebung von Asker, im Oslo-Gebiet. Die Gattung ist nach Leangen bei Asker benannt worden, von wo das hier beschriebene Material herstammt. Die Stufe ist unteres Llandovery, mit *Striklandinia lens*, etwa die Et. 6b—6c nach J. Kiaer *(18)*.

Leangella n. gen. hat eine grobgewarzte Innenfläche ohne Punkte, hat in der Brachialschale neben gut ausgebildeten Brachiallamellen ein starkes, unterhöhltes Diaphragma, in der Pedikelschale aber breite Muskelnarben mit glatter und nicht gestachelter Umrandung und eine schmale, rinnenförmige Schliessmuskelnarbe. Durch alle diese Merkmale unterscheidet sich die *Leangella* von *Leptelloidea* sensu stricto.

Zur selben Gattung rechnen wir noch die folgenden Arten, welche alle neben unterhöhlten Brachiallamellen noch ein starkes Diaphragma aufweisen: 1) *Leptelloidea scissa* (Salter) O. T. Jones *(16)*; 2) L. *segmentum* (Lindström) O. T. Jones; 3) *Leptelloidea sholeshookensis* O. T. Jones; und 4) *L. septata* Cooper *(19)*.

Leangella triangularis (Holtedahl).

Taf. VIII, Fig. 6—8; Taf. IX, Fig. 1—4; Textabb. 7, 7a und 17.

1916. *Plectambonites scissa* Salter var. *triangularis* Holtedahl *(1)*, S. 84, Pl. XV, Fig. 5—6.

1928. *Leptelloidea scissa* (Salter), pars. O. T. Jones *(16)*, S. 512.

Nach O. T. Jones sollen keine Unterschiede bestehen zwischen der typischen *scissa* und der var. *triangularis* Holtedahl. Die vom Verf. der vorliegenden Schrift im Llandovery der Umgebung von Asker gesammelten zahlreichen Exemplare dieser norwegischen Form unterscheiden sich aber in ganz bestimmter Weise von der englischen *scissa*: 1) Bei den norwegischen Exemplaren ist das

brachiale Diaphragma (Taf. VIII, Fig. 7) vorne birnförmig eingeschnürt, während bei den englischen [Reed (*15*), Taf. XIV, Fig. 35; O. T. Jones (*16*), Pl. XXV, Fig. 10,11] diese Einschnürung fehlt und das Diaphragma „slightly mucronate at the median line" erscheint. 2) Die norwegischen Exemplare haben 18 bis 10 Radialstreifen, also in der Tat noch mehr als Holtedahl angibt, und erheblich mehr als die englischen, die nach O. T. Jones höchstens 7 Hauptstreifen zeigen. Die Brachialschale aus Norwegen Taf. IX, Fig. 1 führt 18 Hauptstreifen am Schalenrande, von denen 10 primär sind. Auf Grund dieser Unterschiede wird hier die Holtedahl'sche var. *triangularis* als selbständige Art angesehen. Aus der hier folgenden Beschreibung ergeben sich noch manche andere Unterschiede gegenüber der echten *scissa*.

Innenbau der Brachialschale (Taf. VIII, Fig. 7; Taf. IX, Fig. 2 und 4; Textabb. 7 und 14). Taf. VIII, Fig. 7 ist ein fast vollständiger Innenabdruck, — es fehlen hier nur die zugespitzten Ecken, da die entsprechende Schieferpartie abgenutzt ist. Das Diaphragma (D) und die Brachiallamellen (BL) sind stark unterhöhlt. Die Brachiallamellen sind sehr gross (auf dem Bilde ist nur ihr hinterer Teil sichtbar), sie haben aufgeworfene Ränder und sind voneinander durch ein rundliches Septum mit einer Längsrinne abgetrennt. Wegen der abgerundeten Umrisse [1]) nähern sich die Brachiallamellen der *triangularis* denen der *sholeshookensis* Jones mehr als denen der echten *scissa*. Bei *scissa* haben diese nämlich zugespitzte Enden. Das Intervall (I) zwischen den Brachiallamellen und dem Diaphragma ist in der Mittellinie hinten konvex, vorne und an den Seiten dagegen konkav ausgebildet. Wie bei *scissa*, tragen auch hier die Scheibenblätter (resp. die brachialen Lamellen) vorne radiale Streifen. Ihr hinterer, ungestreifter Teil hat wohl als Muskelhaftstelle funktioniert. Die Schleppe trägt starke radiale Gefässkanäle, die besonders deutlich links auf dem Bilde zu sehen sind. Sie entspringen an einem unter dem Diaphragma gelegenen und die ganze Schale umlaufenden konzentrischen Gefässwulst. Auch der Rand des Diaphragmas (dieser Rand ist

1) Die geschilderten Umrisse des Diaphragmas und der Brachiallamellen wurden nicht nur an positiven Abdrücken, sondern auch an positiv erhaltenen Schalen festgestellt. Ausserdem wurde an einigen negativen Exemplaren im Schiefer soviel Gestein abpräpariert, bis die Ränder des Diaphragmas und der Lamellen unmittelbar zum Vorschein kamen.

nur auf positiven Abdrücken sichtbar) trägt feine radiale Gefässabdrücke. Drei untereinander parallele Gefässabdrücke (v, v und v) sind in der Mittellinie des Intervalls sichtbar.

In Schliffen (Taf. IX, Fig. 4 und Textabb. 7) wurde ein konischer Tubus in der Mittellinie unter dem Septum entdeckt. Er beginnt ganz hinten, in der Nähe des Schlossrandes, er-

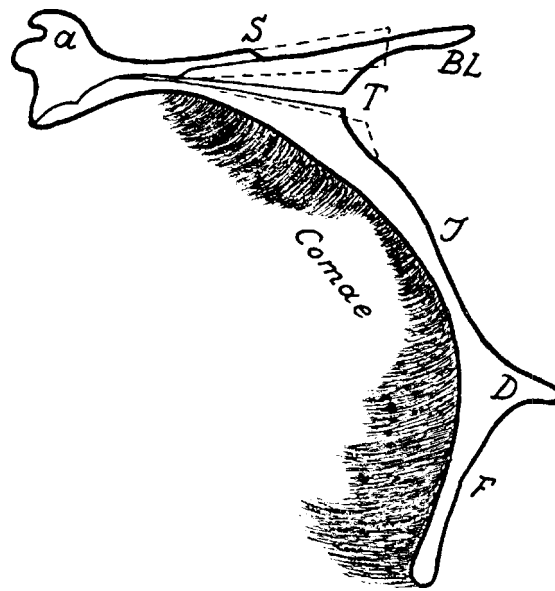


Abb. 7. Radialer Schnitt durch *Leangella triangularis*. Der Schnitt verläuft etwas seitlich von der Mittellinie. Vergr. ca × 20. a — Schlossfortsatz; S — Septum; BL — Brachiallamelle; I — Intervall; D — Diaphragma; F — Schleppe; Comae — die „Manschette" oder „Mähne"; T — die Mündung des medianen Tubus. Punktiert sind die Umrisse des Septums und des Tubus im Medianschnitt.

weitert sich nach vorne und endet dort offen über der Mittellinie des Intervalls. Die Funktion dieses Tubus ist ganz unklar. Eine ähnliche Bildung ist bei der echten *scissa* und bei der *sholeshookensis* zu erwarten, da diese beide der *triangularis* sehr nahe stehen. Bei anderen Leptelloideen [*leptelloides* (Textabb. 5) und *musca*], bei *Sampo* und bei *Leangella segmentum* (Textabb. 8) fehlt dieses Gebilde ganz.

Die Cruralzähne[1]) sind kurz und stehen parallel zum Schlossrande. Sie scheinen durch je einen feinen, erhabenen Streifen

1) Sie sind eher als vordere Randverdickungen der hinter ihnen gelegenen tiefen Zahngruben zu deuten, denn als echte Armträger (Brachiophoren), da

mit dem Schlossfortsatz in Verbindung zu stehen. Vorne ist der Schlossfortsatz zweiteilig, hinten dagegen dreiteilig (Textabb. 7 a). Hier bei diesem Exemplar tritt noch ein Paar Leisten (ac) auf, deren Bedeutung unklar ist [1]). Bei anderen Exemplaren sind sie nicht beobachtet worden. Das Notothyrium ist fast ganz offen. Das Chilidium ist in Form von Chilidialplatten erhalten, welche bei den verschiedenen Exemplaren in der Grösse schwanken, niemals aber in der Mittellinie zusammenwachsen. Dagegen ist die *A*-Platte immer gut entwickelt.

Innenbau der Pedikelschale (Taf. VIII, Fig. 6 und 8; Taf. IX, Fig. 2). Das Exemplar Taf. VIII, Fig. 8 ist relativ breit und stammt aus tieferen Schichten der Et. 6 von Semsvand bei Asker (Norwegen). Es ist 7 mm breit und mehr als 5 mm lang, doch da ein Teil des Vorderrandes (fast die ganze Schleppe) im Gestein steckt, so ist die wahre Länge nicht zu ermitteln. Es fällt hier sofort auf, dass der vorliegende Steinkern allseitig durchstochen erscheint, was einer dicht mit Warzen bedeckten Innenfläche entspricht. Die Muskelnarben sind breit herzförmig, vertieft und hoch umrandet, wie es auch im Längsschnitt Taf. IX, Fig. 1 zu sehen ist. Die Umrandung ist glatt und nicht gestachelt, wie bei *Leptelloidea*. In der Mittellinie liegt die schmale, rinnenförmige Schliessmuskelnarbe und beiderseits davon zwei Paar Öffnernarben. Die Schale war in der Muskelregion angebohrt, der Bohrgang ist als Steinkern erhalten geblieben. Die Zahnstützen sind kurz und die Zähne relativ kräftig. Die Area ist schwach konkav und liegt in der Ebene des Schalenrandes. Zwei Paar starker Gefässkanäle (mv und v) entspringen an den Zahnstützen (v) und an den Öffnern (mv). Ausserdem sieht man noch den Abdruck oder die Anpassungsspur (g) des brachialen Diaphragmas. In der Mittellinie, der Einschnürung des Diaphragmas (N) entsprechend, ist diese Spur unterbrochen. Dieselbe Spur findet sich auch bei anderen Leptelloideen und ist besonders kräftig bei *Leptestia*,

sie hier in Form von niedrigen Erhöhungen ohne freie Spitzen [welche z. B. bei *Leptelloidea leptelloides* vorhanden sind (Taf. V, Fig. 2; Taf. VI, Fig. 1)] auftreten. Die Funktion der Crura als Armträger ist hier wohl ganz auf die Brachiallamellen übertragen.

1) Vielleicht besitzt hier der Nebenzapfen des Schlossfortsatzes eine vertikale Furche (f), so dass a und ac nur die exponierten Ränder des eigentlichen seitlichen Schlossfortsatzes darstellen.

wo sie, wie schon vorher bemerkt wurde, die Hauptgefässe der Orthiden vortäuscht.

Die zweite Pedikelschale (Taf. IX, Fig. 6) stammt aus einem Wegeinschnitt zwischen Asker und Leangen. Es ist dies ein, leider tektonisch deformiertes, gerontisches Exemplar mit kräftigem Innenrelief. Die Falte in der Mittellinie, welche ein Septum vortäuscht, ist eine Deformationserscheinung. Die Öffnernarben und die schmale Schliessmuskelnarbe (md) sind gut ausgeprägt. Am vorliegenden Steinkern sieht man auch den Abdruck der zweiteiligen, kleinen Umbonalhöhle. Endlich treten hier die mächtigen, radialgestreiften Abdrücke (BL) der Armspiralen auf, welche sonderbarerweise aufs genaueste die Umrisse der in der Brachialschale gelegenen Brachiallamellen (Armblätter) wiedergeben. Damit ist gleichzeitig nochmals die armtragende Natur dieser „Scheibenblätter" [A. Ö. *(4)*] oder besser Armblätter bestätigt über Ähnliches bei Sowerbyellen vgl. bei Kozłowki *(10)*, S. 109, und bei „Plectellinen" — A. Ö. *(2)*].

Was die Umrisse der Schalen anbetrifft, so unterliegt ihre Breite und Länge deutlichen Schwankungen, wie es aus einem Vergleich der Exemplare Taf. IX, Fig. 7 und Fig. 8 und Taf. X, Fig. 1 (tektonisch deformiert) hervorgeht. Bei allen diesen Schwankungen bleibt die birnförmige Gestalt des Diaphragmas bestehen. An gut erhaltenen, nicht deformierten Exemplaren in Kalksteinlagen konnte schliesslich auch der birnförmige Grundriss der ganzen Schale (Textabb. 14) festgestellt werden.

Die Aussenskulptur besteht aus Hauptstreifen und feinen Streifen dazwischen, welche aber nur ausnahmsweise beobachtet werden können. Fast alle Schalen der *triangularis* tragen nämlich die von Kutorga *(20)* und später von A. Ö. *(4)* beobachtete faserige Mähne oder „Manschette", — „comae", wie wir sie hier bezeichnet haben (Textabb. 7 und Taf. IX, Fig. 3). Im Querschnitt sieht sie tatsächlich aus wie eine Pferdemähne (Taf. IX, Fig. 2). Es sind dies feinfaserige Massen, die auf beiden Schalen vorkommen, diese oft ganz bedecken und eine den Zuwachslamellen gleichsinnige Anordnung aufweisen. Immer sind die Fasern gleichartig in sanftem Bogen nach vorne geneigt. In Kalklagen, wo die *Leangella* angehäuft vorkommt, wird diese faserige Mähne zu einem gesteinbildenden Faktor, da ihre Masse das Vielfache der mähnentragenden Schalen ausmacht. Bis jetzt ist diese sonderbare, rätselhafte Bildung sonst nur noch an ostbaltischen Leptello-

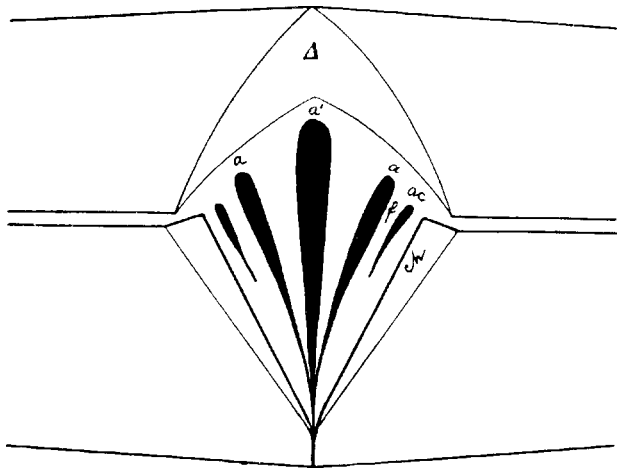


Abb. 7a. Areaansicht von *Leangella triangularis*. (Abdruck im Schiefer, Llandovery von Leangen, Oslogebiet. Geol. Mus. Tartu.) Δ — die Deltidialplatte; ch — die Chilidialplatte; a' — Mittelzapfen des Schlossfortsatzes; a und ac — exponierte Kanten des seitlichen Zapfens, und dazwischen f — eine Furche als Ansatzstelle des linken seitlichen (paarigen) Öffners. Ca × 20.

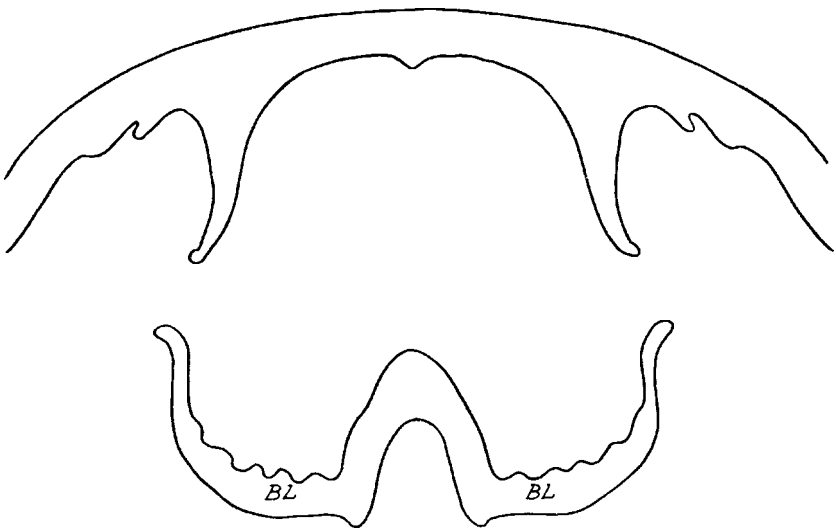


Abb. 8. Querschnitt durch eine ganze Schale von *Leptelloidea* (*Leangella*) *segmentum* (Lindstr.), stark vergrössert. Der Tubus fehlt. (Aus dem Wenlock limestone von Dudley, England; Schliff im Geol. Mus. Tartu.)

ideen und Sowerbyellen [A. Ö. (*4*)] beobachten worden, und dabei ist sie hier von derselben Struktur wie bei den norwegischen Schalen. Nur ganz wenige von den letzteren sind mähnenlos geblieben.

Schalenstruktur. Die hohlen Poren der *Leptelloidea* fehlen hier ganz. Die Warzen (Taf. IX, Fig. 3), von lamellarem Bau und hellem axialem Kern, geben die typische strophomenoide Struktur wieder. Im selben Schliff und Fig. 4 auf derselben Tafel sind sie z. T. auch senkrecht zur Achse getroffen worden und erscheinen dann in Form kleiner, dunkler Fleckchen.

Vorkommen. *Leangella triangularis* ist ein charakteristisches und häufiges Fossil des Llandovery bei Asker im Oslogebiete. Sie kommt vor wie im Schiefer, so auch in den kalkigen Zwischenlagen. Manche dieser Lagen sind ganz überfüllt mit *Leangella*, besonders die in der Zone 6 ca.

Subfam. *Sowerbyellinae* Öpik.

Die Sowerbyellinen gehören zu den am längsten und am besten bekannten Formen der Plectambonitidae; und bekanntlich wurden bis zur letzten Zeit die Sowerbyellen eigentlich als *Plectambonites* bezeichnet. Die Kenntnis der gegenwärtigen Sowerbyellen („*Plectambonites*“ auctorum) ist durch die Arbeiten von Hall & Clarke (*7*), Reed (*15*), O. T. Jones (*16*) und Kozłowski (*10*) besonders gefördert worden, so dass man sie gegenwärtig als eine sehr eingehend erforschte strophomenoide Brachiopodengruppe ansehen kann.

Es bestand aber ein gewisser Zweifel bezüglich der *Chonetoidea* Jones hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit zu den Sowerbyellinen [A. Ö. (*4*), S. 60], wobei Kozłowski (*10*), S. 29 und 109 ihre Zugehörigkeit zu den *Plectambonitidae* nur mit einem gewissen Vorbehalt für möglich ansah. Als wichtigstes Merkmal der Subfam. Sowerbyellinae gilt der hinten dreifache, seitlich mit den Crura verwachsene Schlossfortsatz mit einem dicht vor ihm gelegenen Grübchen („Schlossgrube“, „Ankergrube“, „Sowerbyellen-Grube“) [vergl. A. Ö. (*4*), S. 155, Textabb. 19]. Einzelheiten des Baues dieses Sowerbyellinen-Ankers sind bei Hall & Clarke (*7*), Pl. XV, Fig. 28, sowie in den Abbildungen bei

O. T. Jones (*16*) und bei Kozłowski (*10*), S. 113, Fig. 34 wiedergegeben[1]).

Diesen Forderungen bezüglich des Ankers entspricht die *Chonetoidea papillosa* (Reed) vollkommen, wie aus Taf. XXV, Fig. 21 bei O. T. Jones zu ersehen ist. Im übrigen bestehen hier, wie schon von Jones durch die Aufstellung der Gattung *Chonetoidea* fixiert wurde, gegenüber *Sowerbyella* Unterschiede, auf die wir im folgenden zurückkommen werden.

Bei der *Chonetoidea garthensis* Jones ist der Schlossfortsatz ebenfalls mit den Crura verwachsen [O. T. Jones (*16*) Taf. XXV, Fig. 26 und S. 500], und sie passt daher in dieser Hinsicht ganz gut in den Rahmen der Sowerbyellinen hinein. Allerdings ist bei dieser Art die „Schlossgrube" kaum angedeutet. Es wird aber im folgenden eine andere Art (*Aegiria norvegica*) beschrieben, welche mit *garthensis* sehr nahe verwandt ist. Bei dieser ist jene „Schlossgrube" besser entwickelt und tritt besonders im neanischen Alter (Taf. X, Fig. 5) hervor.

Bei den beiden letzten Arten kommt auch eine Ähnlichkeit mit *Leptelloidea* in Frage. Sie haben ja unterhöhlte Brachiallamellen und, dem Diaphragma und Septum der *L. leptelloides* entsprechend, ein Mittelseptum. Doch auch bei *Sowerbyella* sind Brachiallamellen vorhanden, welche ebenfalls die unterhöhlten Lamellen der *Aegiria* geliefert haben können, wobei andere Merkmale der letzteren gleichfalls nicht zur *Leptelloidea*, sondern gerade zur *Sowerbyella* führen. Als Vermittlerin zwischen der *Sowerbyella* s. str. und der *Aegiria* ist ja die *Chonetoidea papillosa* anzusehen. Das Auftreten der unterhöhlten Brachiallamellen bei *Aegiria* ist dabei das Hauptunterscheidungsmerkmal dieser beiden Gattungen, welche von O. T. Jones, hauptsächlich wegen der ähnlichen Skulptur, als zu einer Gattung gehörig betrachtet wurden.

Um die mögliche Abstammungsrichtung der *Chonetoidea* und *Aegiria* zu bestimmen, muss auch der Innenbau der Pedikelschale bei den Sowerbyellen beachtet werden. Als charakteristisches Sowerbyellen-Merkmal sind hier die seitlichen Einbuchtungen der Muskelnarben („bilobate" Narben) anzusehen. Es können dabei unter den echten Sowerbyellen hinsichtlich der gra-

1) Unbrauchbar dagegen ist die in allen Ausgaben der „Grundzüge der Paläontologie" K. Zittel's wiederkehrende Abbildung des „*Plectambonites transversalis*", welche offenbar aus Davidson (*21*) Pl. VIII, Fig. 179 übernommen ist.

duellen Ausbildung dieses Merkmals die folgenden Gruppen unterschieden werden:

1) Die *sericea*-Gruppe, mit ausserordentlich stark gegliederten Muskelnarben, wie sie bei A. Ö. (*2*), Taf. XII, Fig. 51 abgebildet sind. Die voneinander ganz abgetrennten und auseinandergerückten vier Öffnernarben (Textabb. 9) und sehr kleine Schliessmuskelnarben sind für diese Gruppe charakteristisch.

Dieselbe Bauart wiederholt sich bei den gezahnten Sowerbyellen [*Eoplectodonta duplicata* (Sowerby), *praecursor* (O. T. Jones) und *Plectodonta mariae* Kozłowski] und beim *Eochonetes advena* Reed.

2) Die Gruppe mit *Sowerbyella antiqua* Jones an der Spitze, welche kleine und seitlich nur relativ wenig eingebuchtete Mus-

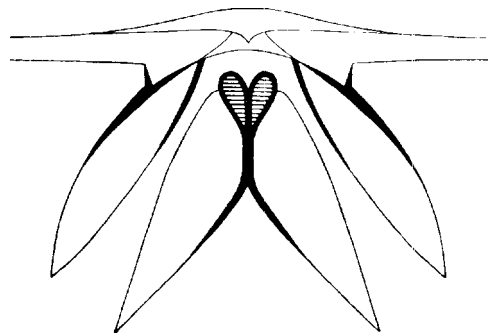


Abb. 9. *Sowerbyella* „n. sp. aff. *sericea*" schematisch nach A. Ö. (*2*), Taf. XII, Fig. 51, × 10. Es ist das ventrale Muskelnarbenfeld. Die Schliessmuskelnarben sind schraffiert.

kelnarben hat. Hierzu gehören auch die *S. thraivensis* (Reed) und vielleicht noch die *S. subcorrugatella*. Es fehlen in dieser Gruppe Glieder mit gezahntem Schlossrand.

Von ähnlicher Gestalt sind auch die Muskelnarben der *Chonetoidea iduna* und der *Aegiria norvegica*, welche beide auch durch ihre mehr gleichmässige Rippenskulptur an die *Sowerbyella antiqua* erinnern. Es ist daher möglich, dass aus dieser Sowerbyellengruppe mit kleinen Muskelnarben die *Chonetoidea* und die *Aegiria* hervorgegangen sind.

Es sind dies nicht die einzigen Entwicklungslinien der Sowerbyellen. So bildet die *quinquecostata*-Gruppe (O. T. Jones) einen gut charakterisierten Formenkreis, der als selbständige Gattung den beiden oben geschilderten *Sowerbyella*-Gruppen gegenübergestellt werden kann.

Gen. *Chonetoidea* O. T. Jones.

O. T. Jones (*16*), der Begründer der Gattung *Chonetoidea*, vereinigte unter diesem Namen zwei Arten: 1) *Plectambonites papillosa* (Reed) und 2) die neue *Ch. garthensis*. Zum Genotyp wurde dabei die erstere Art bestimmt. Diese beiden Arten haben tatsächlich zwei gemeinschaftliche Züge, welche ihre Vereinigung unter einem Gattungsnamen veranlasst haben: es sind dies die relativ starke Aussenskulptur, welche aus scharfkämmigen Rippen besteht, und der sowerbyellenartig gebaute Anker. Dieser letztere ist aber ein Unterfamilienmerkmal, er wiederholt sich bei mehreren Gattungen und ist daher als Gattungsmerkmal nicht verwendbar. Die gröbere Skulptur der Arten kann ebenfalls nicht allein als ein Gattungsmerkmal dienen, da bei den strophomenoiden Brachiopoden erfahrungsmässig die Skulptur von Gattung zu Gattung im Vergleich zum Innenbau wenig Veränderungen durchmachen kann.

Vergleicht man den Innenbau der Brachialschalen der *papillosa* und der *garthensis* untereinander, so ergeben sich die folgenden, sehr bedeutenden Unterschiede:

papillosa [O. T. Jones (*16*), Pl. XXV, Fig. 21 und Reed (*22*), Pl. XXIII, Fig. 13]	*garthensis* [O. T. J., dieselbe Tafel, Fig. 26]
Brachiallamellen kaum angedeutet	Brachiallamellen stark entwickelt und scharf begrenzt
Die Schlossgrube tief und deutlich umgrenzt	Die Schlossgrube kaum angedeutet
Mittelseptum schwach; Seitensepten vorhanden	Mittelseptum stark; keine Spur von Seitensepten zu sehen

Ferner fehlen bei der *papillosa* in der Pedikelschale die Zahnstützen („dental lamellae").

Weiteren Einblick in die Organisation der „*Chonetoidea*" erlauben einige norwegische Formen. Es ist dies erstens „*Plectambonites* cf. *papillosa*" bei Holtedahl (*1*), welche wir weiter als eine neue, mit der *papillosa* tatsächlich nahe verwandte Art beschreiben. Von dieser liegt uns das Originalmaterial aus dem Paläont. Museum Oslo vor — dank der Freundlichkeit von Prof. O. Holtedahl und Dr. A. Heintz. Die zweite norwegische Form ist ein Glied der *garthensis*-Gruppe (*Aegiria norvegica* n. gen. n. sp.) und wurde vom Verfasser im Llandovery des Oslogebietes in der Um-

gebung von Asker entdeckt und gesammelt. Wir stellen diese Art an die Spitze unserer neuen Gattung *Aegiria*, deren Hauptunterschiede gegenüber *Chonetoidea* s. str. die starken Zahnstützen, das alleinstehende dorsale Septum und die *Leptelloidea*-artigen Brachiallamellen sind.

Chonetoidea und *Aegiria* umfassen nicht alle von *Sowerbyella* und deren krenelierten Derivaten abweichenden Formen. Offenbar eine besondere Formenreihe bildet die *Strophomena aquila* Barrande (*23*), Pl. 49, daneben auch die *S. primula*, Pl. 52 III (ebenda) und *Chonetes radiatulus* Barr. (*23*), Pl. 54 I, Fig. 2, 5 und 9 (die Schale Fig. 9 ist zweifellos eine echte *Aegiria*); ferner ein Teil der von Barrande als *Strophomena comitans* angeführten Arten. Es sind dies alles Sowerbyellinen, die vorläufig, bis auf eine genaue Revision, als *Chonetoidea* sensu lato bezeichnet werden können.

Bei *Chonetoidea* und *Aegiria*, wie bei allen Sowerbyellinen, fehlen bei ganz jungen, vorneanischen Exemplaren die Brachiallamellen ganz und ihre Entwicklung beginnt erst im neanischen Alter. Also auch hier haben die Cruralzähne ursprünglich als Armträger funktioniert. Die Cruralzähne sind somit eine primäre, die Brachiallamellen dagegen eine sekundäre und kompliziertere Erscheinung. Interessant ist in dieser Hinsicht die *Chonetoidea papillosa*, bei welcher nach O. T. Jones (*16*), S. 499 („the muscle impressions") die Brachiallamellen nur seitlich markiert erscheinen. Ähnliches kommt auch bei ganz jungen Sowerbyellen vor; demnach könnten auch die Originale der *papillosa* keine erwachsenen Exemplare darstellen.

Chonetoidea iduna n. sp.

Taf. XI, Fig. 1—2; Taf. X, Fig. 6—7; Textabb. 10.

1916 O. Holtedahl (op. cit. *1*), S. 77, Taf. XVI, Fig. 3, angeführt als *Plectambonites* cf. *papillosa* Reed.

Holotyp ist die Taf. X, Fig. 2 abgebildete Pedikelschale aus der ordovizischen Etage 4 c von Frognö (Ringerike), Norwegen, Paläont. Museum Oslo, Nr. L 0091 (I 1124), Koll. J. Kjær. Alle abgebildeten Exemplare stammen aus derselben Lokalität und Schicht.

Die neue Art unterscheidet sich vom Genotyp [*Chonetoidea papillosa* (Reed) O. T. Jones] 1) durch etwas feinere Rippen, deren man 8—10 auf einen mm des Schalenrandes zählt, 2) durch

ausgesprochen einseitige Abspaltung sekundärer Radialrippen (Taf. XI, Fig. 2, gegenüber der kleinen weissen Klammer und Textabb. 10 c), 3) durch stärkere Ausbildung der Septen der Brachialschale und 4) durch deutlichere Ausbildung der dorsalen Brachiallamellen.

Beschreibung des Holotypus. Die Schale ist 2,4 mm lang und 4 mm breit, hat rechtwinklige Ecken und einen gerundeten Rand. Die Wölbung ist sehr gering (0,3 mm) und der Nabel der ganz flachen Schale kaum gekrümmt. Scharfkämmige Rippen bedecken die Schale. Jede der bis zum Nabel reichender Hauptrippen spaltet einseitig bis 4 sekundäre Rippen von sich ab. Von der Mittellinie zu den Flügeln hin werden die Rippen feiner. Man zählt bis 10 Rippen auf 1 mm des Schalenrandes.

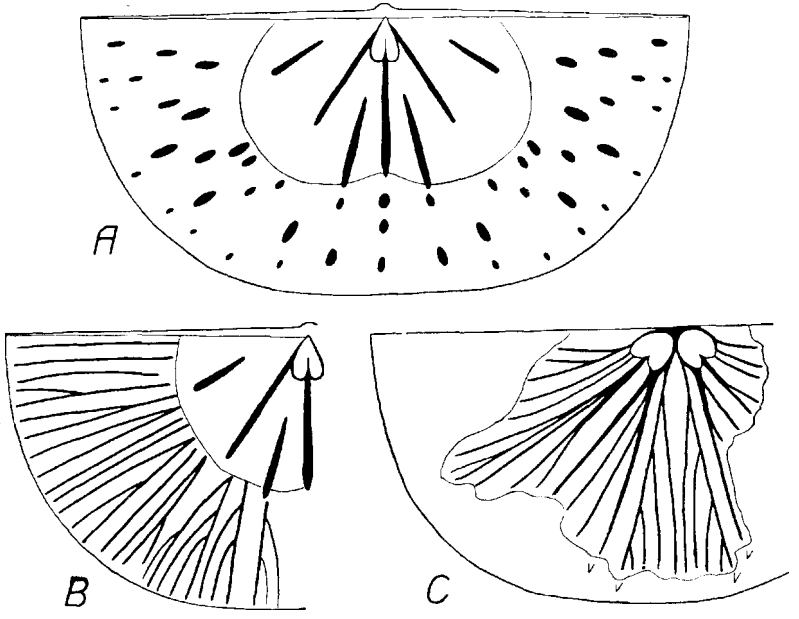


Abb. 10. *Chonetoidea iduna* n. sp., ca × 20. A und B — Innenansicht einer und derselben dorsalen Schale (Taf. X, Fig. 7). Bei A sind die basalen Schnitte der auf der Photographie nicht sichtbaren, ins Gestein tauchenden groben Warzen eingezeichnet; B zeigt die innerlich auftretende Berippung der Schale, welche mit dem gewarzten Felde übereinstimmt. Es ist ein junges Exemplar, und die Brachiallamellen, resp. der Scheibenrand sind kaum angedeutet. C ist eine sehr kleine, jugendliche Schale, welche den Zusammenhang der Skulpturrippen und des Gefässnetzes erkennen lässt. Die Warzen sind, der Einfachheit wegen, nicht eingezeichnet worden.

Innenbau der Pedikelschale, Taf. X, Fig. 1 (Paläont. Mus. Oslo, Nr. 0091). Sie ist grösser als der Typus (5 mm breit und 3 mm lang), aber von gleicher Wölbung und Skulptur. Die Muskelnarben der Öffner sind klein, in der Mittellinie tief, seitlich aber kaum eingebuchtet und mässig vertieft. Es entspringen an ihnen zwei mässig divergierende, schwache, linear verlaufende Gefässkanäle.

Die Aussenskulptur wiederholt sich auch im Innern der Schale, besonders aber am Rande. Die Innenfläche ist gewarzt. Eine andere, jugendliche Pedikelschale ist Textabb. 10 C dargestellt. Die Hauptrippen entspringen alle an den Muskelnarben, und ihr Verlauf entspricht dem Verlauf der Hauptgefässe. Die Abspaltung der sekundären Rippen (resp. Gefässe) geschieht auch hier einseitig.

Innenbau der Brachialschalen Taf. X, Fig. 7 (dasselbe Textabb. 10 A und B) und Taf. X, Fig. 6 (alle — Paläont. Mus. Oslo, Nr. 1903 (l 1125), oberer Trinucleusschiefer, Frognö). Eine erwachsene Schale ist Taf. X, Fig. 6 abgebildet. Die Scheiben (Brachiallamellen) heben sich deutlich von der radial gestreiften Schleppe ab. Ein Mittelseptum und drei Paar schwächerer Seitensepten erheben sich über die Scheibenfläche. Die Schlossgrube ist tief, die Cruralzähne divergieren stark und sind mit dem hinten dreiteiligen Schlossfortsatz verwachsen. Die Schleppe ist sehr grob gewarzt[1]). Leider tritt dies in der Photographie nicht hervor. Die zweite Brachialschale (Taf. X, Fig. 7) ist bedeutend kleiner, — sie gehörte offenbar einem jugendlichen Exemplare an. Der Unterschied zwischen der Schleppe und der Scheibe (resp. den Brachiallamellen) besteht nur darin, dass die Schleppe radial gerippt erscheint, während die Brachiallamellen von den Septen durchzogen werden. Dieselbe Schale ist schematisch Textabb. 10 A, B wiedergegeben. Die Schlossgrube ist hier spitz birnförmig und vorne durch das Mittelseptum symmetrisch zerschnitten.

Die meisten Exemplare der *Chonetoidea iduna* sind in hartem Kalkstein eingebettet. Um das Innere zu erhalten, wurden die entsprechenden Exemplare mit einer feinen Lötrohrflamme erhitzt und dann mit Wasser abgeschreckt. Nachher konnte die Schale mit einer Nadel entfernt und das Innere am Steinkern

1) Die Warzen sind auf den Brachialschalen immer bedeutend gröber als auf den Pedikelklappen.

studiert werden. Allerdings blieben die Warzen und auch die Septen teilweise im Gestein, weshalb gerade die Brachialschalen nicht allzugut zu photographieren waren.

Vorkommen: die Art ist bis jetzt nur in Norwegen, auf der Insel Frognö (Ringerike) gefunden worden und stammt aus der ordovizischen Etage 4. *Ch. iduna* ist eine gesellig vorkommende Art.

Der Artenname ist der skandinavischen Mythologie entlehnt.

Gen. *Aegiria* n. gen.

(Genannt nach Aegir, aus der skandinavischen Mythologie.)

Genotyp: *Aegiria norvegica* n. sp., aus dem mittleren Llandovery von Leangen, Oslogebiet. Diese Gattung wird charakterisiert durch scharfkämmige feine Radialrippen, einen einfachen, aber mit den Cruralzähnen verwachsenen Schlossfortsatz, starke ventrale Zahnstützen, scharf begrenzte oder unterhöhlte dorsale Brachiallamellen und ein einziges, aber starkes dorsales Mittelseptum. Die Schlossgrube ist kaum entwickelt. Wegen ihrer Skulptur erinnert *Aegiria* an *Chonetoidea*, — doch diese ordovizische Gattung hat keine Zahnstützen, mehrere Septen in der Brachialschale, eine tiefe Schlossgrube und sowerbyellenartig gebaute, schwächer umgrenzte Brachiallamellen. Diese letzteren sind bei *Aegiria Leptelloidea*-artig ausgebildet.

Nur noch eine einzige Art kann mit voller Sicherheit in diese Gattung gestellt werden. Es ist dies die ebenfalls llandoverysche *Chonetoidea garthensis* O. T. Jones (*16*). Möglicherweise kann dasselbe auch mit dem *Chonetes radiatulus* Barrande geschehen.

Aegiria norvegica n. sp.

Taf. X, Fig. 1—5; Taf. XI, Fig. 3—5; Textabb. 11.

Holotyp: Steinkern einer Brachialschale, Taf. X, Fig. 4, mittleres Llandovery von Leangen, Oslogebiet.

Unterschiede von *Chonetoidea garthensis* O. T. Jones: die neue Art *norvegica* hat feinere Skulptur, indem man auf 1 mm ihres Schalenrandes 6—7 Radialrippen zählt, während es bei der *garthensis* [O. T. Jones (*16*), S. 500] nur 2 bis 3 sind. Ferner sind bei der *garthensis* die Rippen untereinander fast gleich stark, während hier die wenigen Hauptrippen stärker als die

Nebenrippen sind. Innerlich, in der Brachialschale, sind die Armlamellen der *norvegica* unterhöhlt, während sie bei der *garthensis* nur scharf umrandet zu sein scheinen. Der ventrale Innenbau beider Arten kann nicht untereinander verglichen werden, da bei der englischen Art (*garthensis* O. T. J.) die Pedikelschalen noch unbekannt sind. Die Umrisse und Dimensionen beider Arten sind einander ähnlich, obwohl die *garthensis* relativ kürzer ist.

Beschreibung des Holotypus. Die Brachialschale ist 8,3 mm breit und 4,3 mm lang und hat rechtwinklige Flü-

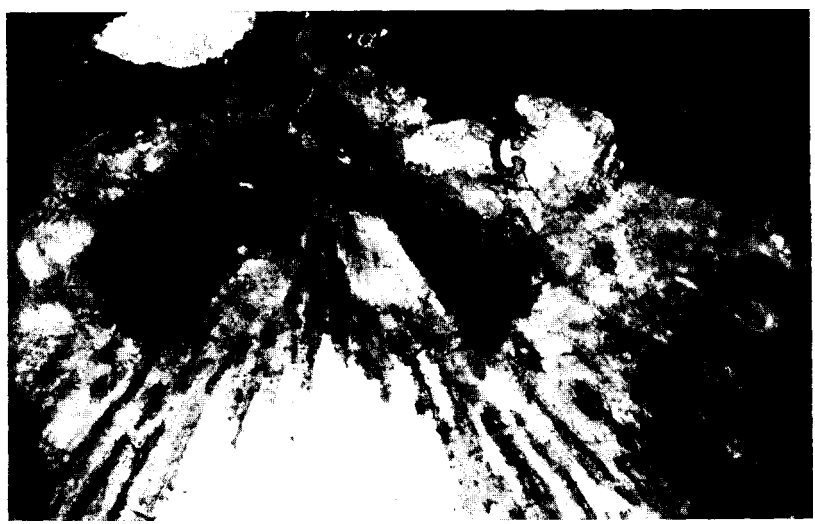


Abb. 11. Horizontaler Schliff durch eine Brachialschale der *Aegiria norvegica* n. sp., ca × 25. Der einfache Schlossfortsatz ist mit den knotigen Cruralzähnen (C) verwachsen. S gibt die Lage des Mittelseptums an. Rechts sieht man die Durchschnitte der groben, im Gestein steckenden Warzen. a' bezeichnet das Rudiment des Nebenzapfens des Schlossfortsatzes und l — die undeutliche Schlossgrube.

gel. Die Schleppe ist radial gestreift, wobei man stärkere Hauptrippen und dazwischen 3 bis 4 etwas schwächere sekundäre Streifen sieht. Im ganzen zählt man am Schalenrande ca 7 Radialstreifen auf 1 mm. Die Brachiallamellen bilden eine vorne unterhöhlte doppelblättige Scheibe, welche in der Mitte durch ein starkes Septum und vorne durch eine schwache Einbuchtung geteilt wird. Die Scheibe ist vorne unterhöhlt. Nur in der Nähe der Cruralzähne wird der Scheibenrand flacher. Die Scheibenblätter sind schwach radial gestreift. Der Schlossfortsatz und die Crura

sind miteinander verwachsen. Die mittleren Teile der Cruralzähne verlaufen gleichsinnig zum Schlossrande, doch ihre Enden folgen dem Bogen des Scheibenrandes. Die Schleppe ist gewarzt, doch werden die Warzen auf den Flügeln ausserordentlich grob. Textabb. 11 ist ein Dünnschliff einer anderen Brachialschale gegeben, um die Verwachsung der Cruralzähne und des Schlossfortsatzes und die strophomenoide Struktur der Schalensubstanz zu zeigen. Praktisch genommen ist der Schlossfortsatz hier einfach, falls man nicht die rechts und links von ihm in einem Abstande gelegenen Höckerchen (a') als Rudimente der Nebenzapfen betrachten will. Die Schlossgrube (l) ist ganz unbestimmt.

Innenbau der Pedikelschale, Taf. XI, Fig. 4 und 5. Das Exemplar Fig. 4 ist ein fragmentarischer Steinkern. Die Area ist fast ganz flach, relativ gross und stark geneigt. Die starken Zahnstützen reichen bis zur halben Länge der Muskelnarben. In der Mittellinie sind die Muskelnarben tief gebuchtet, die seitlichen Einbuchtungen sind schwach. Die Öffner sind relativ gross, stark umrandet und vertieft. Es entspringt an ihren Spitzen je ein linearer, breiter, vertiefter Gefässkanal. Die Innenfläche ist gewarzt und gibt die Radialstreifung der Aussenseite wieder. Die zweite Pedikelschale (Taf. XI, Fig. 5) ist besser erhalten. Sie ist 7,3 mm breit und 4,7 mm lang. Eine entsprechende Brachialschale würde nur ca 3,5 mm lang sein. Die Gefässe und die radiale Streifung sind im Inneren kaum sichtbar. Gut sichtbar ist dagegen das zwischen den Öffnern gelegene schmale, emporgehobene (im Steinkern vertiefte) Feld der Schliessnarben. Es ist auch auffallend, dass in der Pedikelschale die groben Warzen ganz fehlen: man trifft sie nur in Brachialschalen. Die Zusammengehörigkeit der beschriebenen Brachial- und Pedikelschalen ist dabei ausser Zweifel. Es sind alles künstlich hergestellte Schiefer-Steinkerne. Die Schalen selbst wurden durch HCl aufgelöst.

Beschaffenheit der Area (Taf. X, Fig. 3). Es ist dies ein Abdruck im Schiefer. Beide Areas sind zusammen 1,6 mm hoch, wobei die dorsale Area kleiner ist als die ventrale. Sie liegen beide fast in einer Ebene und sind beide schwach konkav. Die ventrale Δ-Öffnung ist durch eine konvexe Platte verdeckt, das Notothyrium dagegen fast ganz offen, indem an dessen Schenkeln nur je eine schwache Chilidialplatte vorhanden

ist. Der Schlossfortsatz ragt etwas aus der Areaöffnung hervor. Ein Pedikelforamen fehlt.

Das Äussere einer ganzen Schale gibt Taf. X, Fig. 1—2 wieder. Die Schale ist flach gewölbt, in unverletztem Zustande von ca 8 mm Breite, 5 mm ventraler und 4 mm dorsaler Länge (es sind nämlich der Vorderrand und die Flügel gegenwärtig stark verletzt). Die Brachialschale trägt in der Mittellinie eine nach vorne erweiterte Vertiefung, welcher in der Ventralschale ein medianer Wulst entspricht. Diesen Wulst erkennt man auch an den Pedikelschalen Taf. XI, Fig. 3 und 5. Die Skulptur besteht aus scharfkämmigen Radialrippen, deren man am Schalenrande bis 7 auf 1 mm zählt. An den Flügeln sind sogar 12 Streifen auf 1 mm zu sehen. Von einer konzentrischen Skulptur sind nur schwache Spuren vorhanden. Diese muss äusserst fein gewesen sein.

Jugendliche Schalen sind relativ selten. Taf. X Fig. 5 ist eine kaum 2 mm breite vorneanische Brachialschale abgebildet. Der Anker, aus dem mit den Cruralzähnen verwachsenen einfachen Schlossfortsatz bestehend, und das mächtige Mittelseptum sind auch hier die charakteristischen Merkmale (Gattungsmerkmale). Die Schlossgrube (im Steinkern der Wulst zwischen dem Septum und dem Anker) ist dagegen relativ stark. Die Brachiallamellen (resp. Scheibenblätter) aber sind auch nicht einmal angedeutet. Zweifellos funktionierten daher in diesem Jugendstadium die Cruralzähne als echte Armträger (Brachiophoren). Nicht weniger interessant ist die auf Taf. XI, Fig. 3 abgebildete jugendliche Pedikelschale. Bei einer Breite von 4 und einer Länge von 2 mm kann sie schon als neanisch bezeichnet werden. Die Öffnernarben sind kaum angedeutet und die Zahnstützen noch kurz. Die Schliessmuskelnarbe, auf einer medianen Erhöhung gelegen, ist dagegen, wie bei dem erwachsenen Exemplar Fig. 5, Taf. XI, ausgebildet. Die radiale Streifung der Innenfläche der Schale reicht bis zum Narbenfelde; man zählt hier 6 bis 9 Radialrippen auf 1 mm. Die Warzen treten deutlich hervor.

Vorkommen: *Aegiria norvegica* ist bis jetzt nur im Llandovery (Et. 6c) bei Leangen und Asker im Oslogebiete gefunden worden. Alle hier abgebildeten und beschriebenen Exemplare stammen von dort. Als Begleitfauna sind zu nennen: *Stricklandinia lens, Scendium* cf. *lewisi, Leangella triangularis, Bilobites biloba* u. a.

III. Über den Zusammenhang von Aussenskulptur und Gefässkanälen bei Brachiopoden.

Hierzu Taf. XII.

Die von A. v. Pahlen (*24*) offenbar zuerst beobachtete Tatsache des Zusammenhanges der äusserlichen Radialskulptur mit entsprechenden Furchen des inneren Schalenrandes der Brachiopoden wurde von uns in einer früheren Abhandlung (*4*) an einigen Beispielen verfolgt. Es konnte in der Tat festgestellt werden, dass bei den Orthiden einem jeden Rippenzwischenraum am Schalenrande innerlich eine, gewöhnlich kurze, radiale Gefässfurche entspricht, oder dass, in anderen Fällen, die Aussenstreifen selbst mit den randlichen Gefässkanälen zusammenfallen.

Als weiteres Beispiel zur Erläuterung dieser Verhältnisse dient uns die Textabb. 10 C dargestellte jugendliche Pedikelschale der *Chonetoidea iduna*. Es ist dies ein nur 2 mm langer, künstlich hergestellter Steinkern. Die Zeichnung wurde ausgeführt zu dem Zweck, die Gestalt der Muskelnarben und die einseitige Abspaltung der sekundären Rippen zu zeigen. Es kam aber auch gleichzeitig zum Vorschein, dass die relativ wenigen primären Hauptrippen alle entweder an den Vorsprüngen oder an den Einbuchtungen des Muskelnarbenfeldes entspringen. Ferner stimmen die in der Textabb. 10 C mit V—V bezeichneten Strahlen überein mit den Hauptgefässkanälen, wie diese Taf. XI, Fig. 1 angedeutet und Taf. XI, Fig. 4 deutlich entwickelt erscheinen. Diese Beobachtungen führen zu der Annahme, dass die Radialstreifung in der Tat das innerliche Gefässnetz widerspiegelt.

Es ist aber nun zu erwarten, dass die Radialskulptur in erster Linie nur die radial verlaufenden Gefässe und besonders die des Schalenrandes wiedergibt — nicht aber das gesamte Gefässnetz. Man kann die Radialstreifen der Oberfläche als

Positionsstreifen oder Verschiebungsspuren des randlichen Gefässnetzes auffassen, denen entlang die randlichen Gefässe und die Weichteile während des Wachsens sich vorwärts schoben. Das Auftreten von sekundären (Einschalt- oder Spalt-) Rippen weist dabei auf sekundäre Verzweigung des randlichen Gefässnetzes hin.

Die Brachiopodenschale wuchs nicht nur am Rande, sondern es wurden auch über der ganzen Innenfläche neue Kalklamellen

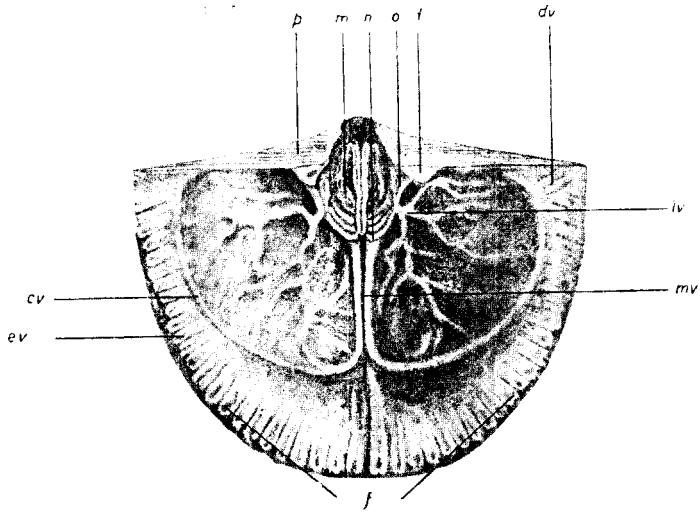


Abb. 12. Das Gefässnetz von *Orthis (Cyrtonotella) kukersiana* Wysog. Aus A. Ö. *(4)*, S. 72, Textabb. 7. p — Area der Pedikelschale; m — Muskelnarben; n — Beginn der Hauptgefässe an den Spitzen der Muskelnarben; o — Zahnstütze; t — Schlosszahn; dv — Gefässabdrücke der Flügel; mv — Innenzweige und cv — äussere Bogen der Hauptgefässe; iv — Gefässe der Scheibe; ev und f — randliche Gefässe.

abgelagert, wodurch die Schalendicke zunahm. Diese Lamellen verdeckten gleichzeitig alle Gefässabdrücke des jugendlichen Alters, und die uns vorliegenden Innenflächen geben nur den Zustand während der letzten Wachstumsperiode wieder. Die Aussenstreifen aber blieben offen, sie zeigen uns daher das Bild der Entwicklung und Verschiebung des randlichen Gefässnetzes in unverdeckter Art und Weise. Wo bei jugendlichen Brachiopodenschalen die Aussenskulptur auf der Innenfläche nachgebildet erscheint, da handelt es sich um noch unverdeckte Spuren, die Gefässe aber, welche diese Spuren hinterliessen, sind immer

am Rande zu suchen. Bei sehr guter Erhaltung und geeignetem Material kann beobachtet werden, dass die so entstandene radiale Streifung durch anders gerichtete Gefässkanäle überquert wird.

Bei Orthiden und anderen gerippten Gruppen ist es häufig der Fall, dass in der Jugend die Rippen als Falten der Schale auftreten, während im Alter durch Absatz von Kalkschichten auf der Innenfläche die Falten innerlich verdeckt werden. Am Schalenrande dagegen bleibt im Inneren die Aussenskulptur gewöhnlich als Rippen resp. Falten sichtbar, so dass hier eine entsprechende Faltung des Mantelrandes gesichert zu sein scheint. Aber die Gefässe sind nicht regellos auf die Falten verteilt, sondern mit deren Kämmen und Mulden verbunden. Eine derartige Fältelung des Mantelrandes ist dabei eine mehr sekundäre Erscheinung, da sie bei primitiven Brachiopoden im allgemeinen fehlt.

Zur besseren Klärung der Sachlage sollen hier einige Beispiele angeführt und besprochen werden.

Bei *Orthis (Cyrtonotella) kukersiana* Wysog. (Textabb. 12), wie bei allen Orthiden, treten in der Pedikelschale peripherische Gefässkanäle auf (cv — mv in Textabb. 12), welche aus zwei gesonderten Bogen, einem linken und einem rechten, bestehen. An diesen entspringen die radialen Gefässkanäle, die das randliche Gefässnetz bilden (ev und f) und deren Positionsstreifen die oberflächlichen Rippen und Rinnen sind. Im jugendlichen Alter erstreckt sich diese Positionsstreifung auch innerlich weit nach hinten, doch später wird die Innenfläche durch neue Kalklamellen überdeckt, welche schon deutlich die Abdrücke der „cv"- und „iv"- Gefässe führen. Bei *Cyrtonotella kukersiana* sind die Rippen einfach, es findet also keine sekundäre Verzweigung der Gefässe statt. Beim Weiterwachsen der Schale verlagert sich das ganze Gefässnetz nach vorne, auch die peripheren Hauptgefässe (mv — cv) mitgerechnet. Durch diese Verlagerung, bei welcher ja eigentlich die hinterlassenen Spuren des randlichen (ev — f) Gefässnetzes (resp. des Randsaumes) an ihrem Hinterrande ständig überwachsen werden, müssen auf den beiden Flügeln die Hauptgefässe selbst sich in der Richtung des Schlossrandes verlängern. Die verlängerten Hinterenden der Hauptgefässe senden neue, zum Schlossrande schräg gestellte, radiale randliche Gefässe von sich ab. Dadurch wird auch die Tatsache erklärt, dass bei *Cyrtonotella* neue Rippen nur am Schlossrande

gebildet werden [vergl. A. Ö. (*4*), S. 71]. Sie reichen hier nicht bis zum Schnabel, sondern werden s. z. s. durch die Schlosslinie abgeschnitten.

Die hier an der Pedikelschale geschilderten Verhältnisse sind auch auf die Dorsalschale ohne weiteres zu übertragen. Nur führt die letztere nicht aus zwei, sondern aus drei gesonderten Teilen bestehende periphere Hauptgefässe, welche auch hier das randliche Gefässnetz hinten begrenzen. Diese peripheren Kanäle sind durch zwei radiale Hauptgefässe [mv in Taf. II, Fig. 15 bei A. Ö. (*4*)] mit dem Muskelnarbenfelde verbunden.

Bei den meisten *Orthacea* beginnt, besonders zu Anfang des ephebischen Alters, eine Ausbildung sekundärer Rippen (Spalt- und Schaltrippen), — bei allen solchen ist eine sekundäre Verzweigung der randlichen Gefässe anzunehmen. Dabei werden auch neue Rippen am Schlossrande in der oben geschilderten Weise, wie bei *Cyrtonotella*, hervorgebracht.

Bei *Cyrtonotella* und *Platystrophia*, und wahrscheinlich überhaupt bei den *Orthacea*, findet in einem vorneanischen Stadium eine allgemeine gleichzeitige Spaltung der Rippen statt, welche sich später nicht mehr zu spalten brauchen (je nach der Gattung). Diese primäre Spaltung kann an gut erhaltenen Exemplaren auf der nur wenige mm messenden Nabelregion beobachtet werden. Dies weist auf eine einmalige, sprunghafte, gründliche Umgestaltung des Gefässnetzes hin. Diese wichtige morphogenetische Tatsache hat bei Cumings und E. D. McEwan (*25*) in der Gruppierung der Platystrophien ihren Ausdruck gefunden.

Bei den *Dalmanellacea* finden wir eigenartige Verhältnisse, indem hier z. T. wie bei *Chonetoidea* eine einseitige Abspaltung von Rippen stattfindet. Die von Bancroft (*26*) ausgeführten Untersuchungen des Rippensystems bei verschiedenen Vertretern dieser Oberfamilie ist somit gleichzeitig eine Untersuchung über die Entwicklung des radialen randlichen Gefässnetzes dieser Brachiopoden. Ein interessanter spezieller Fall wird durch die Gattung *Parmorthis* (*5*) vertreten. Hier (Taf. XII) findet eine Abspaltung sekundären Rippen von der Mittellinie aus statt, wobei hier nicht einmal eine mediane Hauptrippe vorhanden ist. Auch innerlich wiederholt sich dasselbe Bild, wie es aus Taf. XII, Fig. 2 hervorgeht. Die sekundären Rippen werden hier durch die Mittellinie abgeschnitten, welche die Rolle übernommen hat, die bei *Cyrtonotella* die Schlosslinie spielt. Es werden aber

bei *Parmorthis* auch Spaltrippen, vorwiegend an den Flügeln, hervorgebracht.

Als Beispiel eines strophomenoiden Gefässnetzes führen wir hier die *Rafinesquina dorsata* Bekker an (Textabb. 13).

Es ist hier in der Brachialschale die Kniefalte, von welcher das randliche Gefässnetz an den Seiten der Schale ausstrahlt und die Schleppe bedeckt. In der Mittellinie dagegen strahlen die Gefässe von den Muskelnarben aus. Aber auch seitlich wird

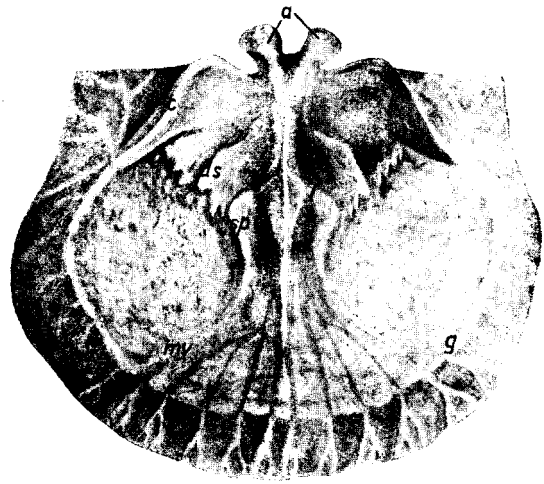


Abb. 13. *Rafinesquina dorsata* Bekker, aus A. Ö. (*4*), S. 184, Abb. 22. a — Schlossfortsatz; c — stark reduzierte Cruralzähne; m und m′ — Schliessmuskelnarben; ds — hintere diagonale Septen; l — Querwulst zwischen den hinteren und vorderen Muskelnarben; sp — Seitensepten; g — Scheibenrand (resp. Kniefalte), fast zu einem Diaphragma ausgebildet; mv — Gefässkanäle. Falls man in der linken Hälfte der Schale von „c" aus die erhabene Kniefalte bis mv verfolgt und von da über die Zeichen „sp" und „ds" zu „c" zurückkehrt, so erhält man die Umrisse der linken Armspirale. Auch hier sind die Seitensepten als Armlamellen aufzufassen.

der Knierand (g) durch die radialen Gefässe durchbrochen, obwohl diese Gefässe sich dann auf der Scheibe ganz verlieren. Leider sind Textabb. 13 die Durchbruchstellen nicht eingezeichnet worden. Auf der Schleppe verzweigen sich die Gefässe mehrmals, wobei einem jeden extrem am Rande gelegenen Kanal äusserlich ein radialer Hauptstreifen entspricht. Die Hauptstreifen der *Rafinesquina* vermehren sich durch Einschaltung, und dies steht im Zusammenhange mit der sekundären Verzweigung der Kanäle.

In der Mittellinie entspringt fächerartig ein Gefässbündel,

welches die Bucht zwischen den Armspiralen ausfüllt. Dies ist eine allgemeine Erscheinung bei Rafinesquininen und an diese sich anschliessenden anderen Strophomeniden (*Strophomena* s. str.). Bei *Leptaena trigonalis* Fr. Schmidt [A. Ö. (*4*), Taf. XII, Fig. 148], *Kjaerina* Bancroft (*27*) und einigen anderen Rafinesquininen treten in der Mittellinie der Aussenfläche wenige, besonders starke radiale Strahlen bündelartig auf. Diese können in Zusammenhang gebracht werden mit dem medianen, oben besprochenen Gefässbündel, dessen besonders starke Ausbildung die starken Mittelrippen erzeugte. Dies muss auch für die *Inversella* (Taf. III, Fig. 3) angenommen werden, welche ebenfalls bevorzugte Mittelrippen zeigt. Das Gefässnetz der Pedikelschale zeigt in dieser Hinsicht mit dem dorsalen System übereinstimmende Züge. Nur ist hier der konzentrische Abdruck der brachialen Kniefalte irreführend, da dieser die peripheren Hauptgefässe der Orthiden (Textabb. 12, mv—cv) vortäuschen kann. Ähnliche Mimesie trifft man auch unter den Plectambonitiden, besonders bei *Leptestia*.

Schliesslich soll darauf hingewiesen werden, dass bei Rafinesquininen die radialen Hauptstrahlen manchmal nicht gerade, sondern serpentinenartig, sich schlängelnd, verlaufen, wie es bei *Actinomena* A. Ö. (*4*), Taf. XI, Fig. 139 der Fall ist. Häufig ist diese Erscheinung auf der Schleppe von *Leptaena*, *Rafinesquina* u. a. zu beobachten. Diese Schlängelung der Rippen stimmt mit der Schlängelung der randlichen Gefässe überein.

Die Plectambonitiden zeigen im allgemeinen dieselben Verhältnisse, wie die Strophomeniden. Als Beispiel weisen wir auf die *Palaeostrophomena concava* (Taf. II) hin. Die extremen Randgefässe stimmen mit den Hauptstrahlen überein. Die mehrfache, sekundäre Verzweigung des Gefässnetzes wiederholt sich oberflächlich in der Einschaltung neuer Rippen. Und endlich verlaufen auch [am Holotyp (Fig. 1, 1 a)] die Hauptstrahlen serpentinenartig und korrespondieren dabei vollkommen mit den randlichen Gefässen, wie es die abgenutzte dorsale Schale (Taf. II, Fig. 1) erkennen lässt.

Bei den *Pentameroidea* (*5*) sind die Beziehungen zwischen der Aussenskulptur und dem Gefässnetz leider nicht zu verfolgen, da von diesen Brachiopoden keine Schalen mit genügend erhaltenen Gefässabdrücken bekannt geworden sind. Dagegen kann bei einigen Telotremata dieser Zusammenhang festgestellt werden. Bei *Atrypa* (Spiriferacea) [Hall & Clarke

(7), Pl. LV, Fig. 9] besteht ein randliches verzweigtes Gefässnetz, welches aus einer Art peripherer Hauptkanäle entspringt. Der Zusammenhang der extremen randlichen Verzweigungen mit den radialen Streifen liegt auf der Hand. Auch *Rhynchonellacea* [*Hypothyris*, H. &. C (7), Taf. LX, Fig. 49—55] und Terebratulacea werden hierfür Beispiele liefern können.

Es ist nicht immer der Fall, dass Brachiopodenschalen durch radiale Streifung das Gefässnetz an den Tag bringen. Es ist immer möglich, dass Derivate glattschaliger Brachiopoden Rippen hervorbringen, und umgekehrt, dass aus gerippten oder gestreiften Formen glatte hervorgehen. In allen Fällen bleibt das Gefässnetz bestehen, während die Verteilung des Kalkes als Baumaterial der Schale sich im Laufe einer phylogenetischen Reihe verändern kann: glatte und gerippte Formen konnten, theoretisch betrachtet, mehrmals miteinander abwechseln. Von diesem Standpunkt aus wird auch die von Buckman (28) dargestellte Entwicklungsreihe der *Cincta* u. a. verständlich. Es scheint hier allerdings, dass zwei gesonderte Prozesse in der Buckman'schen Reihe sich vereinigen. Der eine ist zweifellos die Rippenbildung, welche mit einer steigenden oder fallenden Aktivität der Gefässe bezüglich der Kalkausscheidung im Zusammenhang steht. Der zweite, vom ersten unabhängige, Prozess besteht in der Ausbildung weitspanniger Falten („Unicarinate Stage", „Quadrified Stage" bei Buckman), welche mit der Berippung offenbar nichts zu tun haben. Es sind dies Erscheinungen, welche in einfachen Fällen als Jugum oder Sinus-Sattel bezeichnet werden und bei gerippten und ungerippten Formen auftreten können. Sinus-Sattel-führende und gerippte Formen sind *Platystrophia*, *Porambonites* (*Noetlingia*), *Holtedahlina*, *Rhynchonellacea* u. a. Glatte Formen sind *Porambonites* (s. str.), *Pentamerus* u. a. m. Die Ausbildung weitspanniger Wellenfalten, Sinus-Sattelbildungen und dgl. kann betrachtet werden als ein Bestreben die Zirkulationsfläche der Schalenöffnung zu vergrössern, ohne dass ihr Öffnungswinkel dabei grösser wird [vgl. A. Ö. (29), S. 15].

Aber auch diese weitspannigen radialen Wellen der Brachiopodenschale, besonders das Jugum (Sinus-Sattel), stehen mit dem Verlauf der Gefässe im Zusammenhang: bei *Porambonites Schmidti* (Ordovizium Estlands) lässt sich dies sicher feststellen, da entlang den Seitenkanten des Jugums je ein markanter Gefässabdruck verläuft.

Auch bei den Atremata ist ein randliches Gefässnetz vor-

handen, dessen radiale Kanäle Walcott (30) als „peripheral branches of the vascular system" bezeichnet. Fast orthidenartig sind die randlichen Gefässe bei der *Curticia elegantula* Walcott (*30*), Pl. I, Fig. 2 k ausgebildet. Bei *Rustella* und *Micromitra* besteht eine innere radiale Streifung, und bei den *Obolacea*, zu welchen sogar äusserlich gerippte Formen, wie *Obolus elegans*, gehören, kann der Zusammenhang der randlichen Gefässe mit den radialen Streifen der Oberfläche oder tieferer Schichten der Schale verfolgt werden. Ein charakteristisches Beispiel liefert in dieser Hinsicht *Obolus (Thysanotus) siluricus* Eichw. [vergl. Mickwitz (*31*) und Walcott (*30*)], bei welchem die Positionsstreifen der randlichen Gefässe als Fransen an den Rändern der Zuwachslamellen auftreten. Die inneren Schichten der Schale sind radial gestreift, und der Zusammenhang dieser Radialstreifung mit den Fransen ist von Mickwitz (*31*), S. 196 beschrieben worden. Ausserdem stimmt die Radialstreifung mit den am Rande der Zuwachslamellen vorhandenen Abdrücken der, allerdings schon nach vorne verlegten, randlichen Gefässe überein [vergl. Walcott (*30*), Cl. XV, Fig. 1 c], was ja eine allgemeine Erscheinung bei den *Obolacea* ist.

Der geschilderte Zusammenhang zwischen den randlichen Gefässkanälen und den radialen Skulpturelementen scheint also für alle Brachiopoden charakteristisch zu sein, so dass hierin auch eine Erklärung der weitgehenden Skulpturkonvergenzen der *Orthacea*, *Spiriferacea*, *Strophomenacea*, *Rhynconellacea* u. a. zu suchen ist. Allerdings muss noch berücksichtigt werden, dass neben den Hauptstreifen und -rippen eine feinere radiale Streifung besteht (bei Strophomenacea, mehreren Orthiden, wie *Hesperorthis* u. a. m.), welcher ein feinverzweigtes Kapillarennetz (von anderer Ordnungsgrösse) entsprechen muss. Leider haben diese feinen Kapillaren, infolge ihrer Feinheit und Zartheit, in den Schalen keine genügenden Abdrücke hinterlassen, so dass die hier vorgeschlagene Erklärung in dieser Hinsicht noch ohne Belege bleiben muss.

Zusammenfassend können wir sagen: falls man die konzentrischen Skulpturelemente der Brachiopodenschale als Positionsmarken des Schalenrandes (resp. des Mantels) ansehen will, darf man die radialen Streifen und Rippen als Verlegungsspuren oder Positionsstreifen der randlichen radialen Gefässe (oder ihrer Zwischenräume) betrachten. Dadurch wird auch der systematische, taxonomische Wert der radialen Skulptur bestimmt.

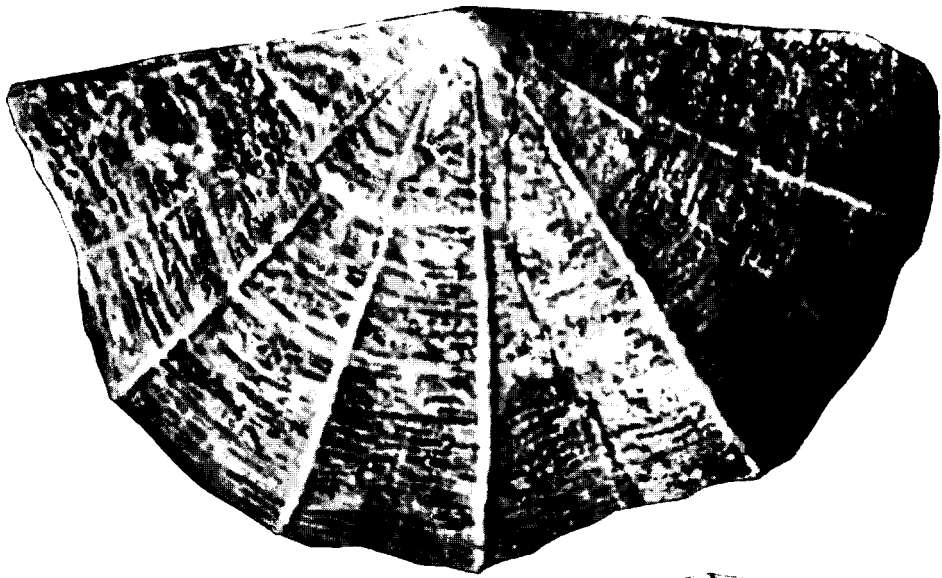
Tartu, den 21. Febr. 1933.

Tafeln und Textabb. 14—17.

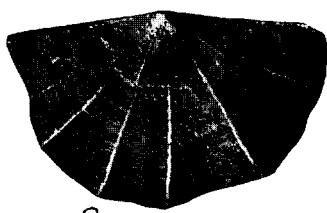
Tafel I.

Fig. 1—3. *Plectambonites aranea* n. sp., verschiedene Ansichten desselben Exemplars. Fig. 2 und 3 sind ca × 2,5 vergr., Fig. 1 — ca × 8 . . . . . S. 14

Fig. 4—6. *Plectambonites planissimus* Pander, verschiedene Ansichten desselben Exemplars. Fig. 4 und 5 sind × 2,7 vergr., Fig. 6 — ca × 10. Dieselbe Art Taf. III, Fig. 2 . . . . . S. 12



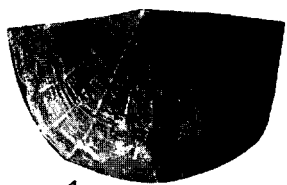
1



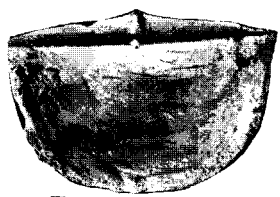
2



3



4



5



6

Photo A. Ö.

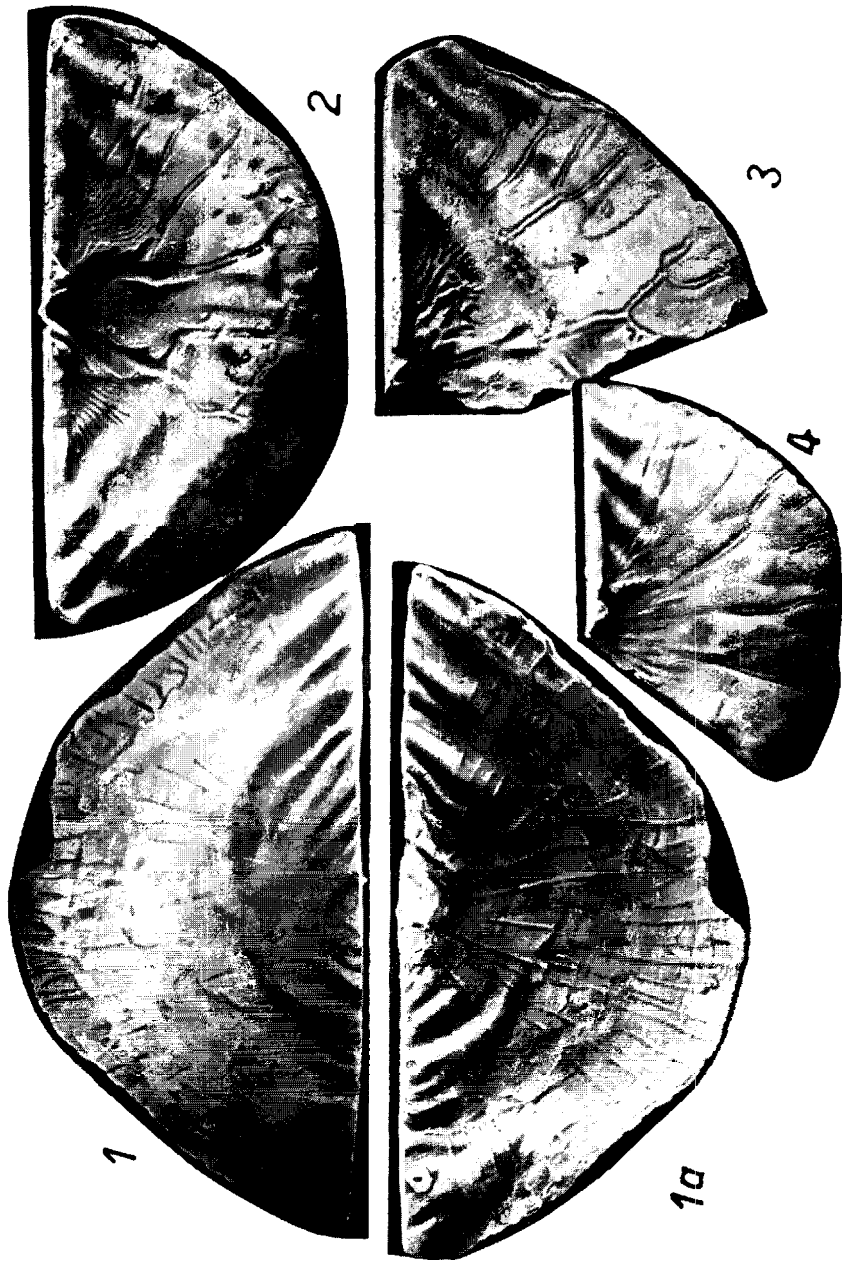


Photo A. Ö.

Tafel II.

Palaeostrophomena concava Fr. Schmidt, alles × ca 2,5; 1 und 1a sind die ventrale und die dorsale Ansicht des Holotypus. Dieselbe Art Taf. III, Fig. 1, Taf. IV, Fig. 1 und Taf. VIII, Fig. 2 . . . . S. 25

Tafel III.

Fig. 1. *Palaeostrophomena concava* Fr. Schmidt, ca 9 mal vergrössertes Muskelnarbenfeld der Pedikelschale. Vergl. dasselbe Exemplar Taf. II, Fig. 2. . . . . S. 25

Fig. 2. *Plectambonites planissmus* Pander, Innenfläche einer Pedikelschale, ca × 8. m — Muskelnarbe, o — Zahnstütze, x — flaches Mittelseptum, s — Seitenseptum, g — Knierand . . . . . S. 12

Fig. 3. *Inversella angulata* n. sp., × 2,5 . . . . . S. 23

Fig. 4. *Leptelloidea leptelloides*, Muskelnarbenfeld einer Pedikelschale, × 10. Die Stacheln des Narbenrandes sind z. T. abgebrochen. Dieselbe Art Taf. V und Taf. VI, Fig. 1; Taf. VIII, Fig. 1. . . . . S. 33

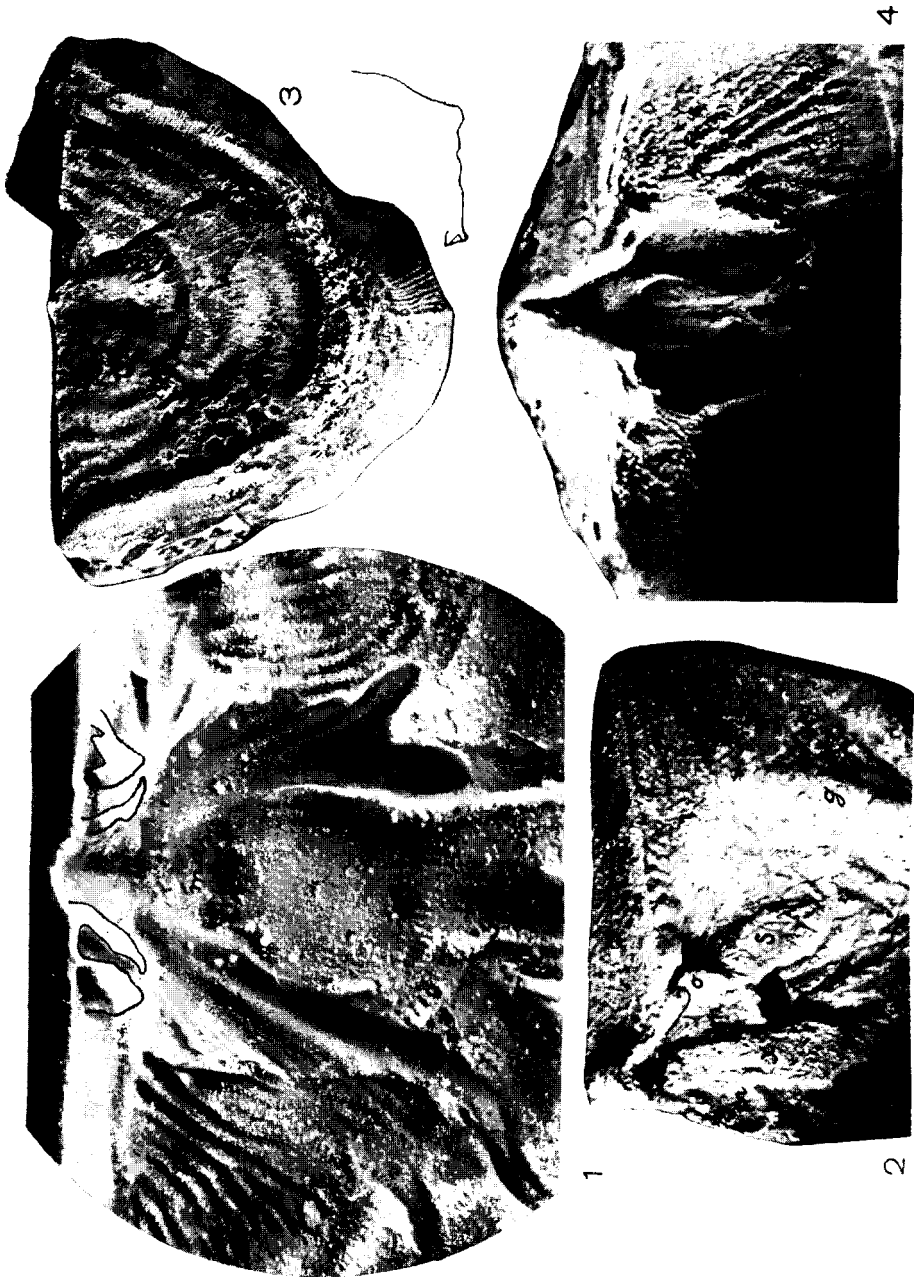


Photo A. Ö

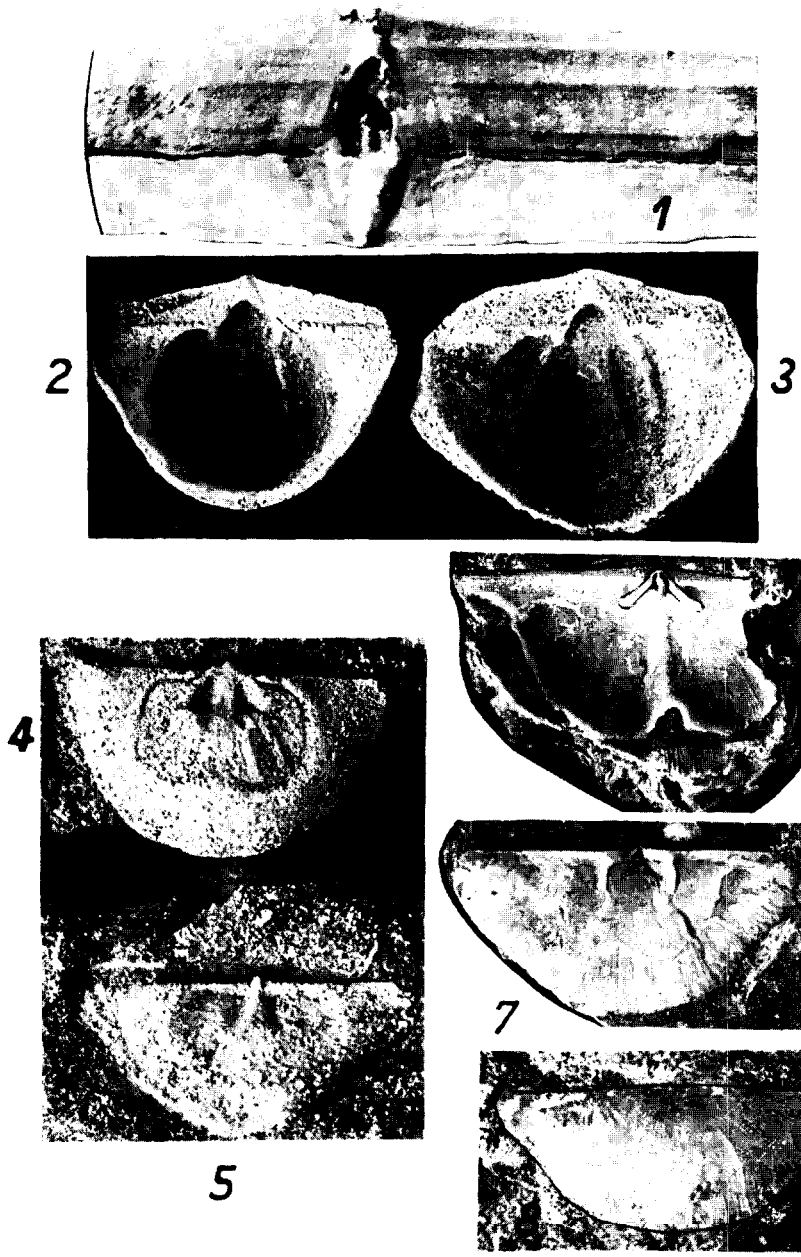


Photo A. Ö.

Tafel IV.

Fig. 1. *Palaeostrophomena concava* Fr. Schmidt, Areaansicht des Holotypus (Taf. II, Fig. 1), ca × 9 . . . . . S. 25

Fig. 2—5. *Plectella uncinata* (Pander), vergr. ca 2,7 mal. Fig. 2 und 3 sind Pedikelschalen; Fig. 4 — eine Brachialschale; Fig. 5 ist eine abweichende Brachialschale. Alle aus $B_{I}\beta$ von Mäeküla, Estland . . . . . S. 16

Fig. 6. Innenansicht einer Brachialschale von *Ahtiella baltica*, ca × 2,7. B_{III} (Rogö-Sandstein) von der Insel Klein-Rogö, Estland . . . S. 19

Fig. 7—8. *Ahtiella arenaria* n. sp., Pedikelschale von innen und Brachialschale von aussen, ca × 2,5. B_{III} (Rogö-Sandstein), Insel Klein-Rogö, Estland . . . . . S. 19

Tafel V.

Fig. 1—2. *Leptelloidea leptelloides* (H. B e k k e r), Innenflächen der Brachial- und der Pedikelschale. Fig. 1 ist × 10 und Fig. 2 — × 6 vergrössert. Dieselbe Art Taf. VI, Fig. 1, Taf. VIII, Fig. 1 und Taf. III, Fig. 4 . . . . . S. 33

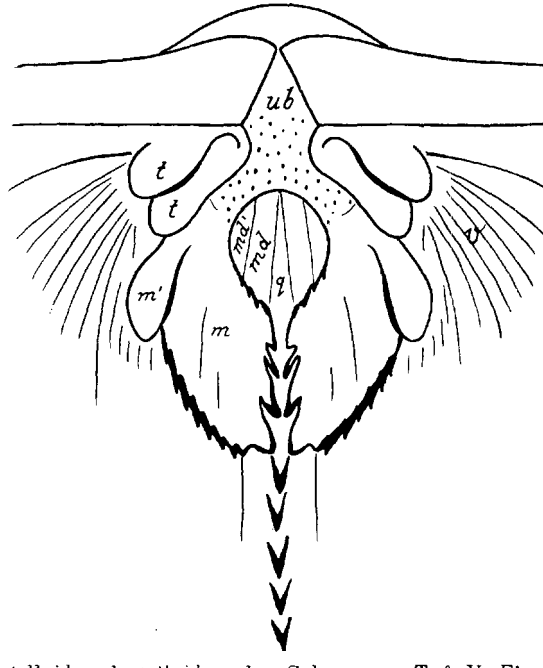
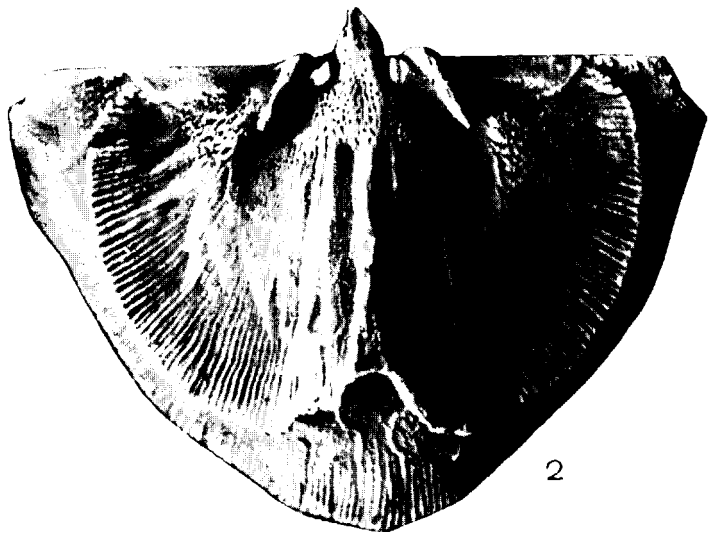


Abb. 14. *Leptelloidea leptelloides*, das Schema zu Taf. V, Fig. 1. ub — Umbonalhöhle (punktiert); t-t — der doppelte Schlosszahn; v — Gefäss- (resp. ovariale) Abdrücke; m und m′ — Öffnernarben; md und md′ — Schliessmuskelnarben und q — die mediane Furche dieser Narben.



1



2

Photo A. Ö.

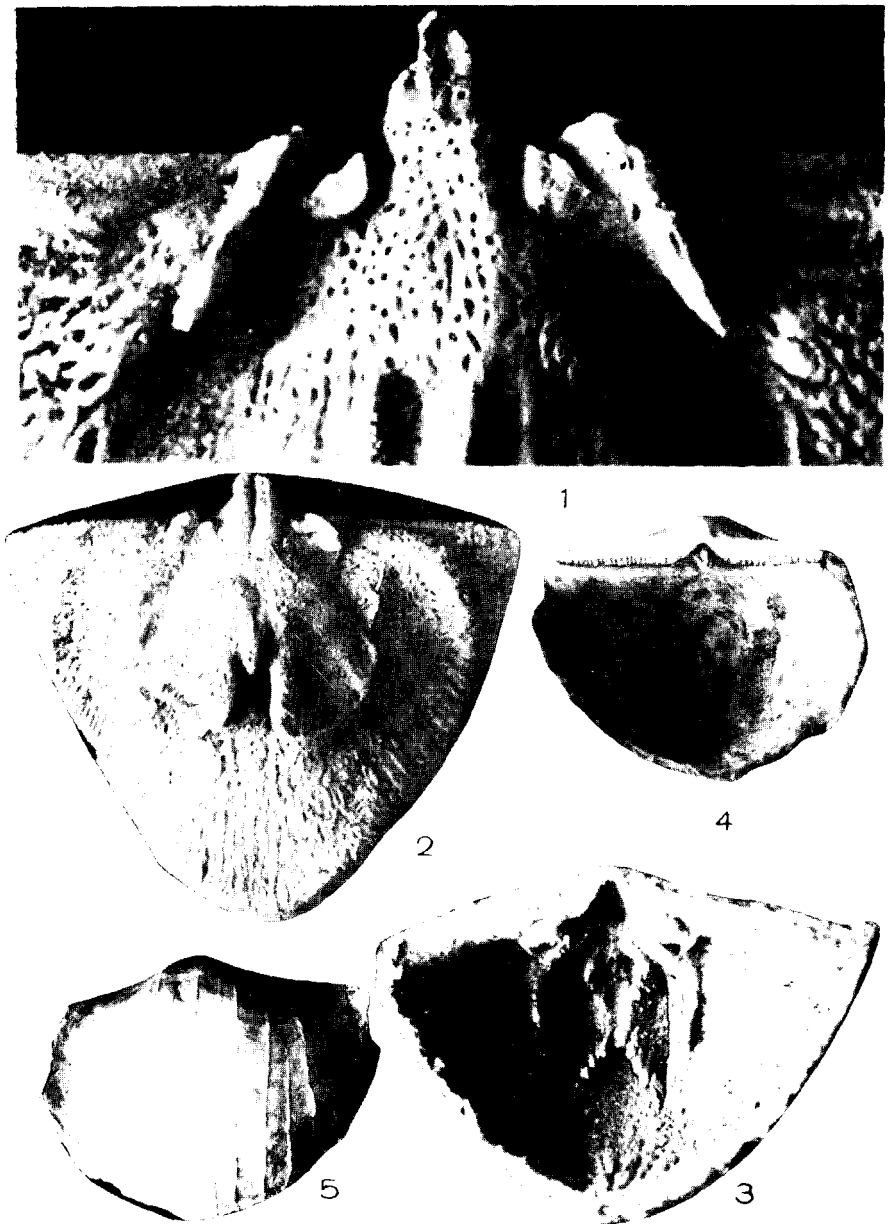


Photo A. Ö.

Tafel VI.

Fig. 1. *Leptelloidea leptelloides*, Schlosspartie der Brachialschale Taf. V, Fig. 2. Ca × 20 der nat. Grösse . . . . . S. 33

Fig. 2—3. *Leptelloidea musca*, dorsale und ventrale Innenfläche, beide ca × 10 der nat. Gr. Dieselbe Art Taf. IX, Fig. 5 . . . . S. 34

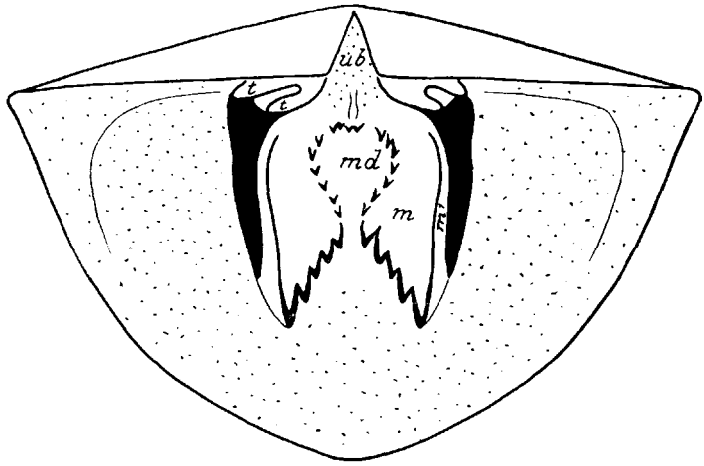


Abb. 15. *Leptelloidea musca*, Schema zur Pedikelschale Taf. VI, Fig. 3. ub — Umbonalhöhle; t-t — der doppelte Schlosszahn; md, m und m′ sind Muskelnarben, die dicken schwarzen Linien seitlich von den Narben sind Zahnstützen. Die ganze sichtbare Innenfläche ist punktiert.

Fig. 4—5. *Sampo hiiuensis*, n. gen. n. sp., Holotyp, ca × 2,7 der nat. Grösse. Koll. A. v. Wahl. Dieselbe Art Taf. VII u. Taf. VIII, Fig. 3—5. S. 36

Tafel VII.

Sampo hiiuensis, n. sp., alles ca × 10 der nat. Grösse. F_1 von Körgesaare, Hiiumaa. Fig. 1 — Innenbau einer Pedikelschale. . . . S. 36

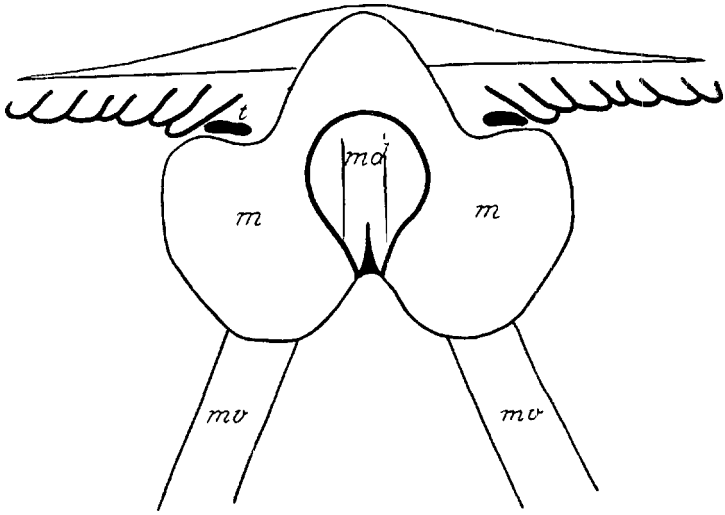


Abb. 16. *Sampo hiiuensis*, Schema zu Fig. 1. md — Schliessmuskelnarbe; m — Öffnernarbe; mv — Abdrücke der Hauptgefässe; t — Alveolen zur Einfassung der Cruralzähne.

Fig. 2–3. Eine und dieselbe Brachialschale, dieselbe wie Taf. VIII, Fig. 4. Fig. 2 — Ansicht des Ankers von hinten. Ch — Chilidialplatte; a-a′ — Schlossfortsatz; c — Cruralzahn; m — Muskelnarbe; BL — innere und BL′ — äussere (vordere) Armlamelle (Brachiallamelle); I — Intervall; V — Hauptgefässkanal; n — medianer Durchbruch des Knies; g — Knierand; F — Schleppe.



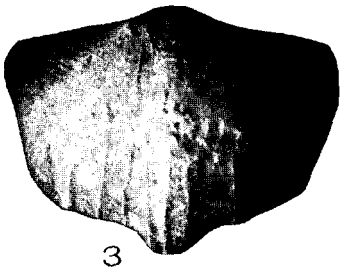
Photo A. Ö.

Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XXIV. 7.



1

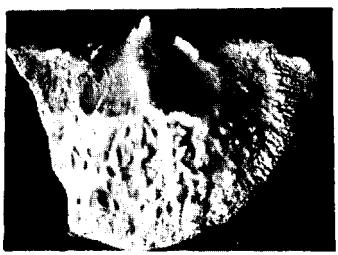
2



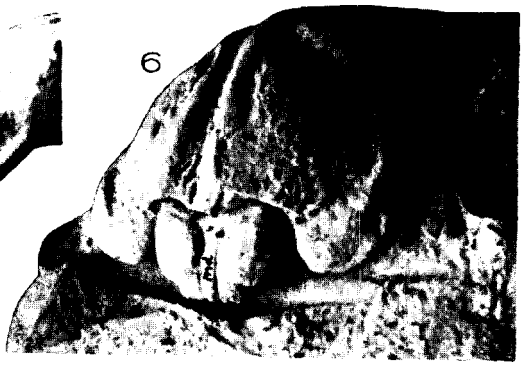
3



4



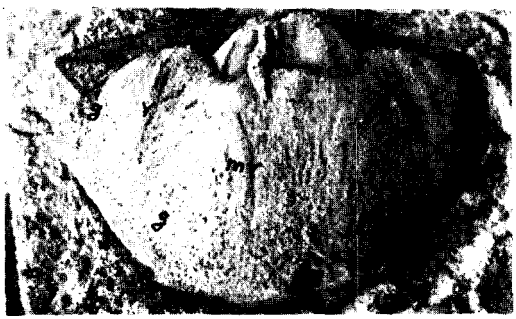
5



6



7



8

Photo A. Ö.

Tafel VIII.

Fig. 1. *Leptelloidea leptelloides*, Partie des Schlossrandes mit dem doppelten Zahn, ca × 10 der nat. Gr. Dasselbe Ex. Taf. V, Fig. 1. . . . . S. 33

Fig. 2. *Palaeostrophomena concava* Fr. Schmidt, Partie des Schlossrandes mit dem doppelten Schlosszahn, ca × 9 der nat. Grösse. Dasselbe Exemplar Taf. II, Fig. 2 . . . . . S. 25

Fig. 3–5. *Sampo hiiuensis* nov. gen. n. sp., alles ca 2,7 der nat. Grösse. Fig. 3 — var. *nasuta*, Typus; Fig. 4 — eine Brachialschale, Totalansicht derselben, wie Taf. VII, Fig. 3; Fig. 5 — eine gerontische Brachialschale mit überwachsenen vorderen Brachiallamellen. Alle aus F_1 von Kõrgesaare, Hiiumaa . . . . . S. 36

Fig. 6–8. *Leptelloidea (Leangella) triangularis* (Holtedahl), alle ca × 10 der nat. Grösse; Fig. 6 und 7 aus Leangen, Fig. 8 — vom Semsvand, Umgebung von Asker bei Oslo. Fig. 6 und 8 sind Steinkerne ventraler Schalen und Fig. 7 — ein dorsaler negativer Abdruck. BL — Brachiallamellen (resp. Armspiralabdrücke); md — Schliessmuskelnarbe; I — Intervall; v-v-v — mediane Gefässe des Intervalls; D — Diaphragma; F - Schleppe; V — Gefässe der Schleppe; N — medianer Vorsprung („Nase") des Diaphragmas; in Fig. 8: g — Akkommodationsspur des Diaphragmas; v — seitlicher, mv — mittlerer Hauptgefässkanal . . . . . S. 42

Tafel IX.

Fig. 1—4. *Leptelloidea (Leangella) triangularis* (H o l t e d a h l), Llandovery von Leangen, Oslogebiet. Fig. 1. Schieferabdruck einer Brachialschale, × 9 der nat. Grösse. Fig. 2. Längsschliff einer ganzen Schale, × 12 der nat. Gr., mit mässig entwickelter Mähne. Als Schema der Brachialschale dient z. T. Textabb. 7. Fig. 3. Schliff durch die Schale, × 40 der nat. Grösse, die typische strophomenoide Warzenstruktur zeigend. Fig. 4. Querschnitt durch ein grösseres ganzes Exemplar, ca × 12 der nat. Grösse . . . S. 42

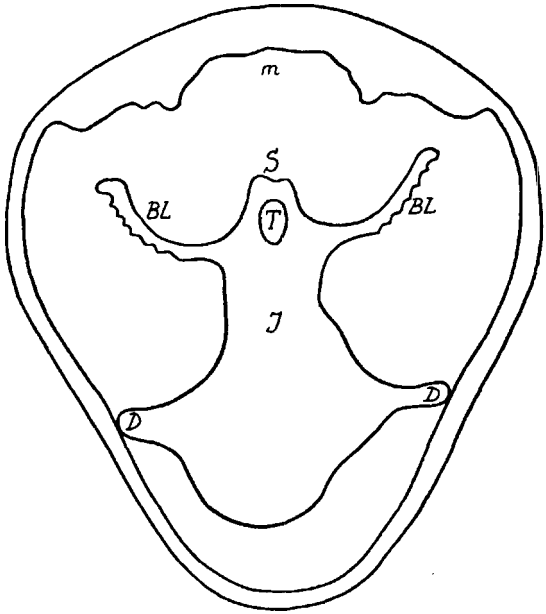


Abb. 17. *Leangella triangularis*, Schema zum Dünnschiff Taf. XI, Fig. 4. m — Muskelnarben der Ventralschale; S — Mittelseptum, BL — Brachiallamellen, D — Diaphragma, I — Intervall und T — medianer Tubus der Dorsalschale. Vergl. hiermit auch Textabb. 7.

Fig. 5. *Leptelloidea musca*, Dünnschliff durch den Schalenrand, ca × 40 der nat. Grösse, die üblichen strophomenoiden hellen Kerne der Warzen zeigend. . . . . S. 34



1



2



5

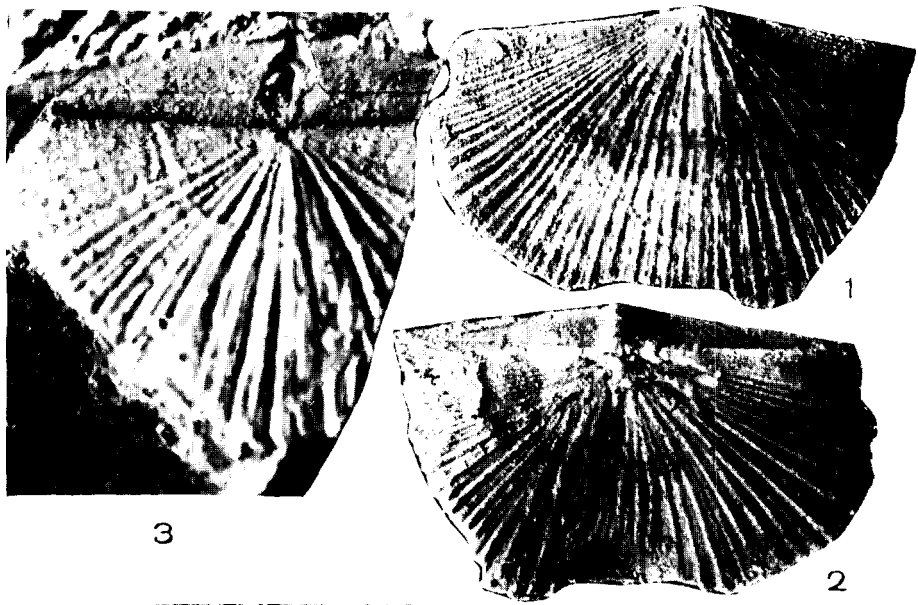


3



4

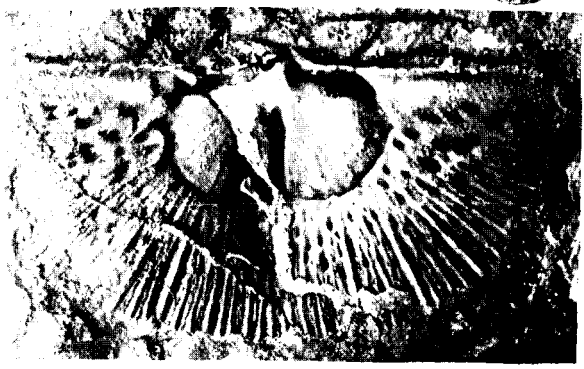
Photo A. Ö.



1

2

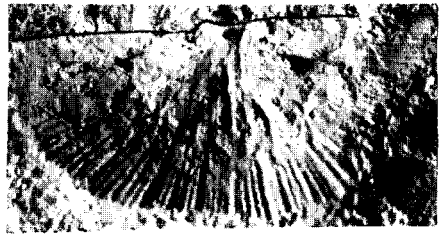
3



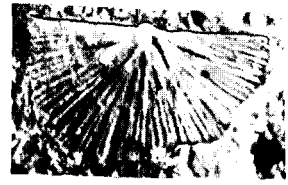
4



5



6



7

Photo A. Ö.

Tafel X.

Fig. 1—5. *Chonetoidea (Aegiria) norvegica* n. gen. n. sp. Alles aus dem Llandovery von Leangen, Oslogebiet. Fig. 1—2. Ventrale und dorsale Ansicht einer ganzen Schale, × 8 der nat. Grösse. Paläont. Museum Oslo. Fig. 3. Abdruck der Area und der dorsalen Schale, × 14 der nat. Grösse. Pal. Mus. Oslo. Fig. 4. Innenabdruck einer ganzen Brachialschale, × 8,7 der nat. Grösse. Fig. 5. Eine vorneanische Brachialschale, × 14 der nat. Grösse . . . . . S. 55

Fig. 6—7. *Chonetoidea iduna* n. sp., × 8 der nat. Gr., Et. 4, Frognö, Ringerike, Norwegen. Zwei Brachialschalen (Steinkerne) von innen. Pal. Mus. Oslo. Vergl. auch Textabb. 10. . . . . S. 52

Tafel XI.

Fig. 1—2. *Chonetoidea iduna* n. sp., Et. 4, Frognö, Ringerike. Pal. Mus. Oslo. × 8 der nat. Grösse. Fig. 1. Innenfläche der Pedikelschale. Fig. 2. Aussenfläche einer Pedikelschale (Typus) . . . . S. 52

Fig. 3—5. *Chonetoidea (Aegiria) norvegica* n. gen. n. sp. Pedikelschalen aus dem Llandovery von Leangen, Oslogebiet. Fig. 4 (× 14 der nat. Grösse) zeigt starke Hauptgefässe; Fig. 5 (× 8 der nat. Grösse) mit gut sichtbaren Schliessernarben; Fig. 3 (× 14 der nat. Grösse) ist eine neanische Schale. . . . . S. 55



4



5



1

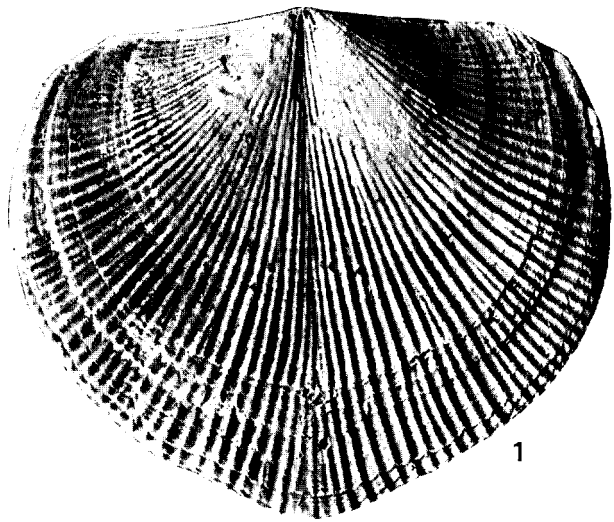


2

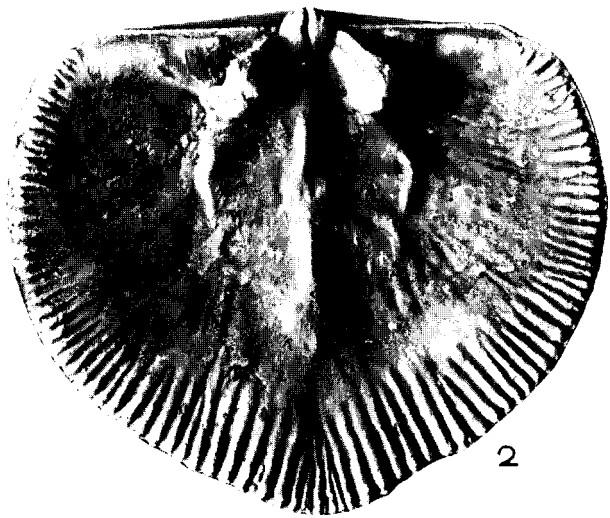


3

Photo A. Ö.



1



2

Photo A. Ö.

Tafel XII.

Parmorthis elegantula (Dalman), Insel Gotland. Naturforscher-Gesellschaft Tartu, Koll. Fr. Schmidt. × 5 der nat. Grösse. Zu beachten ist die sonderbare Abzweigung der radialen Rippen und Gefässe von der Mittellinie . . . . . S. 59

Eelmiste köidete sisu. — Contenu des volumes précédents.

A I (1921). **1.** A. Paldrock. Ein Beitrag zur Statistik der Geschlechtskrankheiten in Dorpat während der Jahre 1909—1918. — **2.** K. Väisälä. Verallgemeinerung des Begriffes der Dirichletschen Reihen. — **3.** C. Schlossmann. Hapete mõju kolloiidide peale ja selle tähtsus patoloogias. (L'action des acides sur les colloïdes et son rôle dans la pathologie.) — **4.** K. Regel. Statistische und physiognomische Studien an Wiesen. Ein Beitrag zur Methodik der Wiesenuntersuchung. — **5.** H. Reichenbach. Notes sur les microorganismes trouvés dans les pêches planctoniques des environs de Covda (gouv. d'Archangel) en été 1917. — **Misc.** F. Bucholtz. Der gegenwärtige Zustand des Botanischen Gartens zu Dorpat und Richtlinien für die Zukunft.

A II (1921). **1.** H. Bekker. The Kuckers stage of the ordovician rocks of NE Estonia. — **2.** C. Schlossmann. Über die Darmspirochäten beim Menschen. — **3.** J. Letzmann. Die Höhe der Schneedecke im Ostbaltischen Gebiet. — **4.** H. Kaho. Neutraalsoolade mõjust ultramaksimum-temperatuuri peale *Tradescantia zebrina* juures. (Über den Einfluss der Neutralsalze auf die Temperatur des Ultramaximums bei *Tradescantia zebrina*.)

A III (1922). **1.** J. Narbutt. Von den Kurven für die freie und die innere Energie bei Schmelz- und Umwandlungsvorgängen. — **2.** А. Томсонъ (A. Thomson). Значеніе аммонійныхъ солей для питанія высшихъ культурныхъ растеній. (Der Wert der Ammonsalze für die Ernährung der höheren Kulturpflanzen.) — **3.** E. Blessig. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. I. Hälfte (S. I—VII und 1—96). — **4.** A. Lüüs. Ein Beitrag zum Studium der Wirkung künstlicher Wildunger Helenenquellensalze auf die Diurese nierenkranker Kinder. — **5.** E. Öpik. A statistical method of counting shooting stars and its application to the Perseid shower of 1920. — **6.** P. N. Kogerman. The chemical composition of the Esthonian M.-Ordovician oil-bearing mineral „Kukersite“. — **7.** M. Wittlich und S. Weshnjakow. Beitrag zur Kenntnis des estländischen Ölschiefers, genannt Kukkersit. — **Misc.** J. Letzmann. Die Trombe von Odenpäh am 10. Mai 1920.

A IV (1922). **1.** E. Blessig. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. II. Hälfte (S. 97—188). — **2.** A. Valdes. Glükogeeni hulka vähendavate tegurite mõju üle südame spetsiifilise lihassüsteemi glükogeeni peale. (Über den Einfluss der die Glykogenmenge vermindernden Faktoren auf das Glykogen des spezifischen Muskelsystems des Herzens.) — **3.** E. Öpik. Notes on stellae statistics and stellar evolution. — **4.** H. Kaho. Raskemetallsoolade kihvtisusest taimeplasma kohta. (Über die Schwermetallgiftwirkung in bezug auf das Pflanzenplasma.) — **5.** J. Piiper und M. Härms. Der Kiefernkreuzschnabel der Insel Ösel *Loxia pityopsittacus estiae* subsp. nov. — **6.** L. Poska-Teiss. Zur Frage über die vielkernigen Zellen des einschichtigen Plattenepithels.

A V (1924). **1.** E. Öpik. Photographic observations of the brightness of Neptune. Method and preliminary results. — **2.** A. Lüüs. Ergebnisse der Krüppelkinder-Statistik in Eesti. — **3.** C. Schlossmann. Culture in vitro des protozoaires de l'intestin humain. — **4.** H. Kaho. Über die physiologische Wirkung der Neutralsalze auf das Pflanzenplasma. — **5.** Y. Kauko. Beiträge zur Kenntnis der Torfzersetzung und Vertorfung. — **6.** A. Tammekann. Eesti diktüoneema-kihi uurimine tema tekkimise, vanaduse ja levimise kohta. (Untersuchung des Dictyonema-Schiefers in Estland nach Entstehung, Alter und Verbreitung.) — **7.** Y. Kauko. Zur Bestimmung des Vertorfungsgrades. — **8.** N. Weiderpass. Eesti piparmündi-õli (*Oleum menthe esthicum*). (Das estnische Pfefferminzöl.)

A VI (1924). **1.** H. Bekker. Mõned uued andmed Kukruse lademe stratigraafiast ja faunast. (Stratigraphical and paleontological supplements on the Kukruse stage of the ordovician rocks of Eesti (Estonia).) — **2.** J. Wilip. Experimentelle Studien über die Bestimmung von Isothermen und kritischen Konstanten. — **3.** J. Letzmann. Das Bewegungsfeld im Fuss einer fortschreitenden Wind- oder Wasserhose. — **4.** H. Scupin. Die Grundlagen paläogeographischer Karten. — **5.** E. Öpik. Photometric measures on the moon and the earth-shine. — **6.** Y. Kauko. Über die Vertorfungswärme. — **7.** Y. Kauko. Eigentümlichkeiten der H_2O- und CO_2-Gehalte bei der unvollständigen Verbrennung. — **8.** M. Tilzen und Y. Kauko. Die wirtschaftlichen Möglichkeiten der Anwendung von Spiritus als Brennstoff. — **9.** M. Wittlich. Beitrag zur Untersuchung des Öles aus estländischem Ölschiefer. — **10.** J. Wilip. Emergenzwinkel, Unstetigkeitsflächen, Laufzeit. — **11.** H. Scupin. Zur Petroleumfrage in den baltischen Ländern. — **12.** H. Richter. Zwei Grundgesetze (Funktion- und Strukturprinzip) der lebendigen Masse.

A VII (1925). **1.** J. Vilms. Kõhreglükogeeni püsivusest mõnesuguste glükogeeni vähendavate tegurite puhul. (Über die Stabilität des Knorpelglykogens unter verschiedenen das Glykogen zum Verschwinden bringenden Umständen.) — **2.** E. Blessig. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. Nachtrag. — **3.** O. Kuriks. Trachoma Eestis (eriti Tartus) möödunud ajal ja praegu. (Das Trachom in Estland (insbesondere in Dorpat) einst und jetzt.) — **4.** A. Brandt. Sexualität. Eine biologische Studie. — **5.** M. Haltenberger. Gehört das Baltikum zu Ost-, Nord- oder zu Mitteleuropa? — **6.** M. Haltenberger. Recent geographical work in Estonia.

A VIII (1925). **1.** H. Jaakson. Sur certains types de systèmes d'équations linéaires à une infinité d'inconnues. Sur l'interpolation. — **2.** K. Frisch. Die Temperaturabweichungen in Tartu (Dorpat) und ihre Bedeutung für die Witterungsprognose. — **3.** O. Kuriks. Muutused leeprahaigete silmas Eesti leprosooriumide haigete läbivaatamise põhjal. (Die Lepra des Auges.) — **4.** A. Paldrock. Die Senkungsreaktion und ihr praktischer Wert. — **5.** A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-)Stufe in Eesti. I. — **6.** M. Wittlich. Einiges über den Schwefel im estländischen Ölschiefer (Kukersit)

und dessen Verschwelungsprodukten. — **7.** H. Kaho. Orientierende Versuche über die stimulierende Wirkung einiger Salze auf das Wachstum der Getreidepflanzen. I.

A IX (1926). **1.** E. Krahn. Über Minimaleigenschaften der Kugel in drei und mehr Dimensionen. — **2.** A. Mieler. Ein Beitrag zur Frage des Vorrückens des Peipus an der Embachmündung und auf der Peipusinsel Pirisaar in dem Zeitraum von 1682 bis 1900. — **3.** M. Haltenberger. Der wirtschaftsgeographische Charakter der Städte der Republik Eesti. — **4.** J. Rumma. Die Heimatforschung in Eesti. — **5.** M. Haltenberger. Der Stand des Aufnahme- und Kartenwesens in Eesti. — **6.** M. Haltenberger. Landeskunde von Eesti. I. — **7.** A. Tammekann. Die Oberflächengestaltung des nordostestländischen Küstentafellandes. — **8.** K. Frisch. Ein Versuch das Embachhochwasser im Frühling für Tartu (Dorpat) vorherzubestimmen.

A X (1926). **1.** M. Haltenberger. Landeskunde von Eesti. II—III. — **2.** H. Scupin. Alter und Herkunft der ostbaltischen Solquellen und ihre Bedeutung für die Frage nach dem Vorkommen von Steinsalz im baltischen Obersilur. — **3.** Th. Lippmaa. Floristische Notizen aus dem Nord-Altai nebst Beschreibung einer neuen *Cardamine*-Art aus der Sektion *Dentaria*. — **4.** Th. Lippmaa. Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta. I. Allgemeiner Teil. — **5.** E. Pipenberg. Eine städtemorphographische Skizze der estländischen Hafenstadt Pärnu (Pernau). — **6.** E. Spohr. Über das Vorkommen von *Sium erectum* Huds. und *Lemna gibba* L. in Estland und über deren nordöstliche Verbreitungsgrenzen in Europa. — **7.** J. Wilip. On new precision-seismographs.

A XI (1927). **1.** Th. Lippmaa. Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta. II. Spezieller Teil. — **2.** M. Haltenberger. Landeskunde von Eesti. IV—V. — **3.** H. Scupin. Epirogenese und Orogenese im Ostbaltikum. — **4.** K. Schlossmann. Mikroorganismide kui bioloogiliste reaktiivide tähtsusest keemias. (Le rôle des ferments microbiens dans la chimie.) — **5.** J. Sarv. Ahmese geomeetrilised joonised. (Die geometrischen Figuren des Ahmes.) — **6.** K. Jaansoon-Orviku. Beiträge zur Kenntnis der Aseri- und der Tallinna-Stufe in Eesti. I.

A XII (1927). **1.** E. Reinwaldt. Beiträge zur Muriden-Fauna Estlands mit Berücksichtigung der Nachbargebiete. — **2.** A. Öpik. Die Inseln Odensholm und Rogö. Ein Beitrag zur Geologie von NW-Estland. — **3.** A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-)Stufe in Eesti. II. — **4.** Th. Lippmaa. Beobachtungen über durch Pilzinfektion verursachte Anthocyaninbildung. — **5.** A. Laur. Die Titration des Ammoniumhydrosulfides mit Ferricyankalium. — **6.** N. King. Über die rhythmischen Niederschläge von PbJ_2, Ag_2CrO_4 und AgCl im kapillaren Raume. — **7.** P. N. Kogerman and J. Kranig. Physical constants of some alkyl carbonates. — **8.** E. Spohr. Über brunsterzeugende Stoffe im Pflanzenreich. Vorläufige Mitteilung.

A XIII (1928). **1.** J. Sarw. Zum Beweis des Vierfarbensatzes. — **2.** H. Scupin. Die stratigraphische Stellung der Devonschichten im Südosten Estlands. — **3.** H. Perlitz. On the parallelism between

the rate of change in electric resistance at fusion and the degree of closeness of packing of mealltic atoms in crystals. — **4.** K. Frisch. Zur Frage der Luftdruckperioden. — **5.** J. Port. Untersuchungen über die Plasmakoagulation von *Paramaecium caudatum*. — **6.** J. Sarw. Direkte Herleitung der Lichtgeschwindigkeitsformeln. — **7.** K. Frisch. Zur Frage des Temperaturansteigens im Winter. — **8.** E. Spohr. Über die Verbreitung einiger bemerkenswerter und schutzbedürftiger Pflanzen im Ostbaltischen Gebiet. — **9.** N. Rägo. Beiträge zur Kenntnis des estländischen Dictyonemaschiefers. — **10.** C. Schlossmann. Études sur le rôle de la barrière hémato-encéphalique dans la genèse et le traitement des maladies infectieuses. — **11.** A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-C_3-)Stufe in Eesti. III.

A XIV (1929). **1.** J. Rives. Über die histopathologischen Veränderungen im Zentralnervensystem bei experimenteller Nebennierenineuffizienz. — **2.** W. Wadi. Kopsutuberkuloosi areng ja kliinilised vormid. (Der Entwicklungsgang und die klinischen Formen der Lungentuberkulose.) — **3.** E. Markus. Die Grenzverschiebung des Waldes und des Moores in Alatskivi. — **4.** K. Frisch. Zur Frage über die Beziehung zwischen der Getreideernte und einigen meteorologischen Faktoren in Eesti.

A XV (1929). **1.** A. Nõmmik. The influence of ground limestone on acid soils and on the availability of nitrogen from several mineral nitrogenous fertilizers. — **2.** A. Öpik. Studien über das estnische Unterkambrium (Estonium). I—IV. — **3.** J. Nuut. Über die Anzahl der Lösungen der Vierfarbenaufgabe. — **4.** J. Nuut. Über die Vierfarbenformel. — **5.** J. Nuut. Topologische Grundlagen des Zahlbegriffs. — **6.** Th. Lippmaa. Pflanzenökologische Untersuchungen aus Norwegisch- und Finnisch-Lappland unter besonderer Berücksichtigung der Lichtfrage.

A XVI (1930). **1.** A. Paris. Über die Hydratation der Terpene des Terpentinöls zu Terpinhydrat durch Einwirkung von Mineralsäuren. — **2.** A. Laur. Die Anwendung der Umschlagselektroden bei der potentiometrischen Massanalyse. Die potentiometrische Bestimmung des Kaliums. — **3.** A. Paris. Zur Theorie der Strömungsdoppelbrechung. — **4.** O. Kuriks. Pisarate toimest silma mikrofloorasse. (Über die Wirkung der Tränen auf die Mikroflora des Auges.) — **5.** K. Orviku. Keskdevoni põhikihid Eestis. (Die untersten Schichten des Mitteldevons in Eesti.) — **6.** J. Kopwillem. Über die thermale Zersetzung von estländischem Ölschiefer Kukersit.

A XVII (1930). **1.** A. Öpik. Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe. — **2.** P. W. Thomson. Die regionale Entwickelungsgeschichte der Wälder Estlands.

A XVIII (1930). **1.** G. Vilberg. Erneuerung der Loodvegetation durch Keimlinge in Ost-Harrien (Estland). — **2.** A. Parts. Über die Neutralsalzwirkung auf die Geschwindigkeit der Ionenreaktionen. — **3.** Ch. R. Schlossmann. On two strains of yeast-like organisms cultured from diseased human throats. — **4.** H. Richter. Die Relation zwischen Form und Funktion und das teleologische Prinzip in den Naturphänomenen. — **5.** H. Arro. Die Metalloxyde als photo-

chemische Sensibilatoren beim Bleichen von Methylenblaulösung. — **6.** A. Luha. Über Ergebnisse stratigraphischer Untersuchungen im Gebiete der Saaremaa-(Ösel-)Schichten in Eesti (Unterösel und Eurypterusschichten). — **7.** K. Frisch. Zur Frage der Zyklonenvertiefung. — **8.** E. Markus. Naturkomplexe von Alatskivi.

A XIX (1931). **1.** J. Uudelt. Über das Blutbild Trachomkranker. — **2.** A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-C_3-)Stufe in Eesti. IV. — **3.** H. Liedemann. Über die Sonnenscheindauer und Bewölkung in Eesti. — **4.** J. Sarw. Geomeetria alused. (Die Grundlagen der Geometrie.)

A XX (1931). **1.** J. Kuusk. Glühaufschliessung der Phosphorite mit Kieselsäure zwecks Gewinnung eines citrallöslichen Düngmittels. — **2.** U. Karell. Zur Behandlung und Prognose der Luxationsbrüche des Hüftgelenks. — **3.** A. Laur. Beiträge zur Kenntnis der Reaktion des Zinks mit Kaliumferrocyanid. I. — **4.** J. Kuusk. Beitrag zur Kalisalzgewinnung beim Zementbrennen mit besonderer Berücksichtigung der estländischen K-Mineralien. — **5.** L. Rinne. Über die Tiefe der Eisbildung und das Auftauen des Eises im Niederungsmoor. — **6.** J. Wilip. A galvanometrically registering vertical seismograph with temperature compensation. — **7.** J. Nuut. Eine arithmetische Analyse des Vierfarbenproblems. — **8.** G. Barkan. Dorpats Bedeutung für die Pharmakologie. — **9.** K. Schlossmann. Vanaduse ja surma mõistetest ajakohaste bioloogiliste andmete alusel. (Über die Begriffe Alter und Tod auf Grund der modernen biologischen Forschung.)

A XXI (1931). **1.** N. Kwaschnin-Ssamarin. Studien über die Herkunft des osteuropäischen Pferdes. — **2.** U. Karell. Beitrag zur Ätiologie der arteriellen Thrombosen. — **3.** E. Krahn. Über Eigenschwingungszahlen freier Platten. — **4.** A. Öpik. Über einige Karbonatgesteine im Glazialgeschiebe NW-Estlands. — **5.** A. Thomson. Wasserkulturversuche mit organischen Stickstoffverbindungen, angestellt zur Ermittelung der Assimilation ihres Stickstoffs von seiten der höheren grünen Pflanze.

A XXII (1932). **1.** U. Karell. An observation on a peculiarity of the cardiac opening reflex in operated cases of cardiospasmus. — **2.** E. Krahn. Die Wahrscheinlichkeit der Richtigkeit des Vierfarbensatzes. — **3.** A. Audova. Der wirkliche Kampf ums Dasein. — **4.** H. Perlitz. Abstandsänderungen nächster Nachbaratome in einigen Elementen und Legierungen bei Umordnung aus der kubischen flächenzentrierten Anordnung in die kubische raumzentrierte oder die hexagonale dichteste Anordnung.

A XXIII (1932). **1.** J. Port. Untersuchungen über die Wirkung der Neutralsalze auf das Keimlingswachstum bezüglich der Abhängigkeit von ihrer Konzentration. — **2.** E. Markus. Chorogenese und Grenzverschiebung. — **3.** A. Öpik. Über die Plectellinen. — **4.** J. Nuut. Einige Bemerkungen über Vierpunktaxiome. — **5.** K. Frisch. Die Veränderungen der klimatischen Elemente nach den meteorologischen Beobachtungen von Tartu 1866—1930.

B I (1921). **1.** M. Vasmer. Studien zur albanesischen Wortforschung. I. — **2.** A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des

Propheten Maleachi. 1. — **3.** M. Vasmer. Osteuropäische Ortsnamen. — **4.** W. Anderson. Der Schwank von Kaiser und Abt bei den Minsker Juden. — **5.** J. Bergman. Quaestiunculae Horatianae.

B II (1922). **1.** J. Bergman. Aurelius Prudentius Clemens, der grösste christliche Dichter des Altertums. I. — **2.** L. Kettunen. Lõunavepsa häälik-ajalugu. I. Konsonandid. (Südwepsische Lautgeschichte. I. Konsonantismus.) — **3.** W. Wiget. Altgermanische Lautuntersuchungen.

B III (1922). **1.** A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 2. — **2.** М. А. Курчинскій (M. A. Kurtschinsky). Соціальный законъ, случай и свобода. (Das soziale Gesetz, Zufall und Freiheit.) — **3.** A. R. Cederberg. Die Erstlinge der estländischen Zeitungsliteratur. — **4.** L. Kettunen. Lõunavepsa häälik-ajalugu. II. Vokaalid. (Südwepsische Lautgeschichte. II. Vokalismus.) — **5.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. [I.] — **6.** A. M. Tallgren. Zur Archäologie Eestis. I.

B IV (1923). **1.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. II. — **2.** A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 3. — **3.** W. Anderson. Nordasiatische Flutsagen. — **4.** A. M. Tallgren. L'ethnographie préhistorique de la Russie du nord et des États Baltiques du nord. — **5.** R. Gutmann. Eine unklare Stelle in der Oxforder Handschrift des Rolandsliedes.

B V (1924). **1.** H. Mutschmann. Milton's eyesight and the chronology of his works. — **2.** A. Pridik. Mut-em-wija, die Mutter Amenhotep's (Amenophis') III. — **3.** A. Pridik. Der Mitregent des Königs Ptolemaios II Philadelphos. — **4.** G. Suess. De Graecorum fabulis satyricis. — **5.** A. Berendts und K. Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. I. Lief. (S. 1—160). — **6.** H. Mutschmann. Studies concerning the origin of „Paradise Lost".

B VI (1925). **1.** A. Saareste. Leksikaalseist vahekordadest eesti murretes. I. Analüüs. (Du sectionnement lexicologique dans les patois estoniens. I. Analyse.) — **2.** A. Bjerre. Zur Psychologie des Mordes.

B VII (1926). **1.** A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 4. — **2.** W. Anderson. Der Chalifenmünzfund von Kochtel. (Mit Beiträgen von R. Vasmer.) — **3.** J. Mägiste. Rosona (Eesti Ingeri) murde pääjooned. (Die Hauptzüge der Mundart von Rosona). — **4.** М. А. Курчинскій (M. A. Kurtschinsky). Европейскій хаосъ. Экономическія послѣдствія великой войны. (Das europäische Chaos.)

B VIII (1926). **1.** A. M. Tallgren. Zur Archäologie Eestis. II. — **2.** H. Mutschmann. The secret of John Milton. — **3.** L. Kettunen. Untersuchung über die livische Sprache. I. Phonetische Einführung. Sprachproben.

B IX (1926). **1.** N. Maim. Parlamentarismist Prantsuse restauratsiooniajal (1814—1830). (Du parlementarisme en France pendant la Restauration.) — **2.** S. v. Csekey. Die Quellen des estnischen Verwaltungsrechts. I. Teil (S. 1—102). — **3.** A. Berendts und K.

Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. II. Lief. (S. 161—288). — **4.** G. Suess. De eo quem dicunt inesse Trimalchionis cenae sermone vulgari. — **5.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. III. — **6.** C. Vilhelmson. De ostraco quod Revaliae in museo provinciali servatur.

B X (1927). **1.** H. B. Rahamägi. Eesti Evangeeliumi Luteri usu vaba rahvakirik vabas Eestis. (Die evangelisch-lutherische freie Volkskirche im freien Eesti. Anhang: Das Gesetz betreffend die religiösen Gemeinschaften und ihre Verbände.) — **2.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. IV. — **3.** A. Berendts und K. Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. III. Lief. (S. 289—416). — **4.** W. Schmied-Kowarzik. Die Objektivation des Geistigen. (Der objektive Geist und seine Formen.) — **5.** W. Anderson. Novelline popolari sammarinesi. I.

B XI (1927). **1.** O. Loorits. Liivi rahva usund. (Der Volksglaube der Liven.) I. — **2.** A. Berendts und K. Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. IV. Lief. (S. 417—512). — **3.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. V.

B XII (1928). **1.** O. Loorits. Liivi rahva usund. (Der Volksglaube der Liven.) II. — **2.** J. Mägiste. *oi-*, *ei*-deminutiivid läänemeresoome keelis. (Die *oi-*, *ei*-Deminutiva der ostseefinnischen Sprachen).

B XIII (1928). **1.** G. Suess. Petronii imitatio sermonis plebei qua necessitate coniungatur cum grammatica illius aetatis doctrina. — **2.** С. Штейн (S. v. Stein). Пушкин и Гофман. (Puschkin und E. T. A. Hoffmann.) — **3.** A. V. Kõrv. Värsimõõt Veske „Eesti rahvalauludes". (Le mètre des „Chansons populaires estoniennes" de Veske.)

B XIV (1929). **1.** Н. Майм (N. Maim). Парламентаризм и суверенное государство. (Der Parlamentarismus und der souveräne Staat.) — **2.** S. v. Csekey. Die Quellen des estnischen Verwaltungsrechts. II. Teil (S. 103—134). — **3.** E. Virányi. Thalès Bernard, littérateur français, et ses relations avec la poésie populaire estonienne et finnoise.

B XV (1929). **1.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 1 (1, 2—11). — **2.** W. E. Peters. Benito Mussolini und Leo Tolstoi. Eine Studie über europäische Menschheitstypen. — **3.** W. E. Peters. Die stimmanalytische Methode. — **4.** W. Freymann. Platons Suchen nach einer Grundlegung aller Philosophie.

B XVI (1929). **1.** O. Loorits. Liivi rahva usund. (Der Volksglaube der Liven.) III. — **2.** W. Süss. Karl Morgenstern (1770—1852). I. Teil (S. 1—160).

B XVII (1930). **1.** A. R. Cederberg. Heinrich Fick. Ein Beitrag zur russischen Geschichte des XVIII. Jahrhunderts. — **2.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. VI. — **3.** W. E.

Peters. Wilson, Roosevelt, Taft und Harding. Eine Studie über nordamerikanisch-englische Menschheitstypen nach stimmanalytischer Methode. — **4.** N. Maim. Parlamentarism ja fašism. (Parliamentarism and fascism.)

B XVIII (1930). **1.** J. Vasar. Taani püüded Eestimaa taasvallutamiseks 1411—1422. (Dänemarks Bemühungen Estland zurückzugewinnen 1411—1422.) — **2.** L. Leesment. Über die livländischen Gerichtssachen im Reichskammergericht und im Reichshofrat. — **3.** А. Н. Стендер-Петерсен (Ad. Stender-Petersen). О пережиточных следах аориста в славянских языках, преимущественно в русском. (Über rudimentäre Reste des Aorists in den slavischen Sprachen, vorzüglich im Russischen.) — **4.** М. Курчинский (M. Kourtchinsky). Соединенные Штаты Европы. (Les États-Unis de l'Europe.) — **5.** K. Wilhelmson. Zum römischen Fiskalkauf in Ägypten.

B XIX (1930). **1.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 2 (1, 11—2, 9). — **2.** W. Süss. Karl Morgenstern (1770—1852). II. Teil (S. 161—330). — **3.** W. Anderson. Novelline popolari sammarinesi. II.

B XX (1930). **1.** A. Oras. Milton's editors and commentators from Patrick Hume to Henry John Todd (1695—1801). I. — **2.** J. Vasar. Die grosse livländische Güterreduktion. Die Entstehung des Konflikts zwischen Karl XI. und der livländischen Ritter- und Landschaft 1678—1684. Teil I (S. 1—176). — **3.** S. v. Csekey. Die Quellen des estnischen Verwaltungsrechts. III. Teil (S. 135—150).

B XXI (1931). **1.** W. Anderson. Der Schwank vom alten Hildebrand. Teil I (S. 1—176). — **2.** A. Oras. Milton's editors and commentators from Patrick Hume to Henry John Todd (1695—1801). II. — **3.** W. Anderson. Über P. Jensens Methode der vergleichenden Sagenforschung.

B XXII (1931). **1.** E. Tennmann. G. Teichmüllers Philosophie des Christentums. — **2.** J. Vasar. Die grosse livländische Güterreduktion. Die Entstehung des Konflikts zwischen Karl XI. und der livländischen Ritter- und Landschaft 1678—1684. Teil II (S. I—XXVII. 177—400).

B XXIII (1931). **1.** W. Anderson. Der Schwank vom alten Hildebrand. Teil II (S. I—XIV. 177—329). — **2.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 3 (2, 10—3, 3). — **3.** P. Arumaa. Litauische mundartliche Texte aus der Wilnaer Gegend. — **4.** H. Mutschmann. A glossary of americanisms.

B XXIV (1931). **1.** L. Leesment. Die Verbrechen des Diebstahls und des Raubes nach den Rechten Livlands im Mittelalter. — **2.** N. Maim. Völkerbund und Staat. Teil I (S. 1—176).

B XXV (1931). **1.** Ad. Stender-Petersen. Tragoediae Sacrae. Materialien und Beiträge zur Geschichte der polnisch-lateinischen Jesuitendramatik der Frühzeit. — **2.** W. Anderson. Beiträge zur Topographie der „Promessi Sposi". — **3.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. VII.

B XXVI (1932). **1.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 4 (3, 3—12). — **2.** A. Pridik. Wer war Mutemwija? — **3.** N. Maim. Völkerbund und Staat. Teil II (S. I—III. 177—356).

B XXVII (1932). **1.** K. Schreinert. Johann Bernhard Hermann, Briefe an Albrecht Otto und Jean Paul. I. Teil (S. 1—128). — **2.** A. v. Bulmerincq. Kommentar zum Buche des Propheten Maleachi. 5 (3, 12—24). — **3.** M. J. Eisen. Kevadised pühad. (Frühlingsfeste.) — **4.** E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. VIII.

B XXVIII (1932). **1.** P. Põld. Üldine kasvatusõpetus. (Allgemeine Erziehungslehre.) Redigeerinud (redigiert von) J. Tork. — **2.** W. Wiget. Eine unbekannte Fassung von Klingers Zwillingen. — **3.** A. Oras. The critical ideas of T. S. Eliot.

B XXIX (1933). **1.** L. Leesment. Saaremaa halduskonna finantsid 1618/19. aastal. (Die Finanzen der Provinz Ösel im Jahre 1618/19.) — **2.** L. Rudrauf. Un tableau disparu de Charles Le Brun. — **3.** P. Ariste. Eesti-rootsi laensõnad eesti keeles. (Die estlandschwedischen Lehnwörter in der estnischen Sprache.) — **4.** W. Süss. Studien zur lateinischen Bibel. I. Augustins Locutiones und das Problem der lateinischen Bibelsprache. — **5.** M. Kurtschinsky. Zur Frage des Kapitalprofits.

C I—III (1929). **I 1.** Ettelugemiste kava 1921. aasta I poolaastal. — **I 2.** Ettelugemiste kava 1921 aasta II poolaastal. — **I 3.** Dante pidu 14. IX. 1921. (Dantefeier 14. IX. 1921.) R. Gutmann. Dante Alighieri. W. Schmied-Kowarzik. Dantes Weltanschauung. — **II 1.** Ettelugemiste kava 1922. aasta I poolaastal. — **II 2.** Ettelugemiste kava 1922. aasta II poolaastal. — **III 1.** Ettelugemiste kava 1923. aasta I poolaastal. — **III 2.** Ettelugemiste kava 1923. aasta II poolaastal.

C IV—VI (1929). **IV 1.** Ettelugemiste kava 1924. aasta I poolaastal. — **IV 2** Ettelugemiste kava 1924. aasta II poolaastal. — **V 1.** Ettelugemiste kava 1925. aasta I poolaastal. — **V 2.** Ettelugemiste kava 1925. aasta II. poolaastal. — **VI 1.** Ettelugemiste kava 1926. aasta I poolaastal. — **VI 2.** Ettelugemiste kava 1926. aasta II poolaastal.

C VII—IX (1929). **VII 1.** Ettelugemiste kava 1927. aasta I poolaastal. — **VII 2.** Ettelugemiste kava 1927. aasta II poolaastal. — **VIII 1.** Ettelugemiste kava 1928. aasta I poolaastal. — **VIII 2.** Ettelugemiste kava 1928. aasta II poolaastal. — **IX 1.** Ettelugemiste kava 1929. aasta I poolaastal. — **IX 2.** Ettelugemiste kava 1929. aasta II poolaastal. — **IX 3.** Eesti Vabariigi Tartu Ülikooli isiklik koosseis 1. detsembril 1929.

C X (1929). Eesti Vabariigi Tartu Ülikool 1919—1929.

C XI—XIII: *ilmuvad hiljemini* (*paraîtront plus tard*).

C XIV (1932). Tartu Ülikooli ajaloo allikaid. I. Academia Gustaviana. a) Ürikuid ja dokumente. (Quellen zur Geschichte der Universität

Tartu (Dorpat). I. Academia Gustaviana. a) Urkunden und Dokumente). Koostanud (herausgegeben von) J. Vasar.

C XV (1932). L. Villecourt. L'Université de Tartu 1919—1932.

---

7. aprillil 1932. a. „Toimetuste" toimkond on otsustanud, et kõigi tööde tiitellehtedel ilmumiskoht peab esinema eesti keeles.

Le 7 avril 1932, le Comité de rédaction a décidé que dorénavant sur les frontispices de tous les ouvrages publiés dans les „Acta et Commentationes" le lieu d'impression doit être donné en estonien.

TARTU ÜLIKOOLI TOIMETUSED ilmuvad kolmes seerias:

A: Mathematica, physica, medica. (Matemaatika-loodusteaduskonna, arstiteaduskonna, loomaarstiteaduskonna ja põllumajandusteaduskonna tööd.)

B: Humaniora. (Usuteaduskonna, filosoofiateaduskonna ja õigusteaduskonna tööd.)

C: Annales. (Aastaaruanded.)

Ladu: Ülikooli Raamatukogus, Tartus.

LES PUBLICATIONS DE L'UNIVERSITÉ DE TARTU (DORPAT) se font en trois séries:

A: Mathematica, physica, medica. (Mathématiques, sciences naturelles, médecine, sciences vétérinaires, agronomie.)

B: Humaniora. (Théologie, philosophie, philologie, histoire, jurisprudence.)

C: Annales.

Dépôt: La Bibliothèque de l'Université de Tartu, Estonie.
